R 260 C 1-112
2e ex

ISBN 2-11080-725-3

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A,
TOME 112

Danièle GUINOT

MORPHOLOGIE ET PHYLOGENÈSE DES BRACHYOURES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1979

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

h 260 C1

Bibliothèque Centrale Muséum

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome 112

DONNÉES NOUVELLES SUR LA MORPHOLOGIE, LA PHYLOGENÈSE ET LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES

par

Danièle GUINOT *

SOMMAIRE

INTRODUCTION 10

CHAPITRE I. — QUELQUES PROBLÈMES PARTICULIERS À LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES 13

I. LES TROIS NIVEAUX DE LA CARCINISATION 14

1. *LA CARCINISATION CHEZ LES DÉCAPODES* 18

2. *LE PARALLÉLISME DE LA CARCINISATION DANS DIVERS CLADES DE BRACHYOURES* 22

3. *LA CARCINISATION À L'INTÉRIEUR DES LIGNÉES BRACHYOURIENNES.* 22

II. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE CARCINOLOGIQUE 23

CHAPITRE II. — LA CARAPACE, STRUCTURE TRADITIONNELLEMENT UTILISÉE DANS LA SYSTÉMATIQUE CARCINOLOGIQUE 29

I. FORME GÉNÉRALE DE LA CARAPACE 31

II. BORDS DE LA CARAPACE 35

III. QUELQUES AUTRES CARACTÉRISTIQUES DE LA CARAPACE 37

1. *RÉGIONS GASTRIQUES, FOSSETTES GASTRIQUES ; LES DIVERS TYPES DE « SILLONS » ET LEUR INTERPRÉTATION* 37

2. *ARÉOLATION DE LA CARAPACE* 46

3. *ORNEMENTATION* 48

4. *ANNEXES* 57

ANNEXE A : Genre *Demania* Laurie 57

ANNEXE B : Genre *Lophozozymus* A. Milne Edwards 61

ANNEXE C : Genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards 65

* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris,

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III. — STERNUM THORACIQUE 69

I. DÉFINITIONS 69

1. *CONFORMATION GÉNÉRALE* 69

2. *LIGNE MÉDIANE OU SAGITTALE* 71

3. *ÉPISTERNITES.* 72

4. *SELLE TURCIQUE.* 73

II. VALEUR TAXONOMIQUE DU STERNUM THORACIQUE 73

III. UTILISATION DU PLASTRON STERNAL COMME INDICE DE LA MONOPHYLIE 78

IV. TENDANCES ÉVOLUTIVES ET NIVEAUX ANAGÉNÉTIQUES DU STERNUM THORACIQUE DANS LES GRANDS GROUPES DE BRACHYOURES STERNITRÈMES 80

1. *LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES ININTERROMPUES* 81

2. *LES SUTURES TRANSVERSALES ANTÉRIEURES INCOMPLÈTES* 86

XANTHIDAE (*pro parte*) 88

OXYSTOMATA (*pro parte*) 96

PARTHENOPIDAE (*pro parte*) 96

PARTHENOXYSTOMATA. 98

BELLIOIDEA (*pro parte*) 98

GERYONIDAE 99

3. *LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES* 100

BELLIOIDEA (*pro parte*) 100

PORTUNIDAE 100

DORIPPIDAE 101

ORITHYINAE. 103

LEUCOSIIDAE 103

MAJIDAE. 104

PARTHENOPIDAE (*pro parte*) 104

OCYPODIDAE 105

GRAPSIDAE. 105

GECARCINIDAE. 106

PINNOTERIDAE. 107

4. *CAS COMPLEXES, AVEC LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES* 107

MICTYRIDAE. 107

HYMENOSOMATIDAE 110

PALICIDAE 111

RETROPLUMIDAE 114

HEXAPODIDAE 114

V. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES 118

CHAPITRE IV. — CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ET APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN. 120

I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE. VALEUR TAXONOMIQUE DE L'APPAREIL D'ACCROCHAGE 120

II. BRACHYOURES *s.l.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES) 123

DROMIACEA 123

DROMIIDAE. (modalités variées des dispositifs de rétention de l'abdomen) 124

DYNOMENIDAE (appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille) 125

Source : MNHN, Paris

Homoloidra 126
Homolidae (rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce) 126
Raninoidea ou Gymnopleura (appareil de rétention absent, sauf dans le genre *Lyreidus* de Haan) 127
Autres Brachyoures péditerèmes 129
Homolodromiidae. (maintien de l'abdomen hypothétique) 129
Tymolidae (appareil de rétention absent, semble-t-il) 129

III. Brachyoures à orifices femelles sternaux (Brachyoures sternitrèmes ou Crabes « vrais ») 131

1. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ABSENTE ET PAS DE DISPOSITIF D'ACCROCHAGE* 132
Genre *Corystes* Latreille 132
Genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards 132

2. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE MAIS PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE ; AUCUNE COAPTATION SPÉCIALE STERNUM-ABDOMEN.* 133
Genre *Orithyia* Fabricius 133

3. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PEU PRONONCÉE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, DU TYPE BOUTON-PRESSION, MAIS NON FONCTIONNEL.* 133
Genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards 133

4. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION PRÉSENT MAIS NON FONCTIONNEL.* 133
a) Non-coïncidence des deux éléments sternal et abdominal 133
Genre *Bellia* H. Milne Edwards 134
Genre *Peltarion* Jacquinot 135
b) Fossettes abdominales rudimentaires, voire absentes 135
Genre *Thia* Leach (*pro parte*) 135
Gecarcinidae (*pro parte*) 136

5. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION, FONCTIONNEL* 136
Genre *Thia* (*pro parte* : *Thia polita* Leach) 136
Genre *Atelecyclus* Leach 136
Genres *Kraussia* Dana et *Paraxanthus* Lucas 136
Genres *Erimacrus* Benedict et *Telmessus* White 136
Genre *Trachycarcinus* Faxon 137
Cancridae 137
Portunidae 137
Majidae 137
Parthenopidae 138
Parthenoxystomata 138
Oxystomata (*sensu* Balss, 1957) 139
Xanthidae (*sensu* Balss, 1957) 141
Ocypodidae (*pro parte*) 141
Grapsidae (*sensu* Balss, 1957) (*pro parte*) 142
Potamidae 144
Palicidae 144
Hexapodidae (Hexapodinae *sensu* Balss, 1957) 145
Gecarcinidae (*pro parte*) 145

Source : MNHN, Paris

6. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ; PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE SPÉCIAL MAIS COAPTATION, VOIRE « ADHÉRENCE », DE L'ABDOMEN AVEC LES BORDS DE LA CAVITÉ*.. 145
LEUCOSIDAE (*pro parte*)..... 145
7. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN ADHÉRENCE ; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL*..... 146
LEUCOSIDAE (*pro parte*)..... 146
8. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE ; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL (SAILLIE + ENCOCHE SUR LE STERNITE 5 ; ANGLES LATÉRO-POSTÉRIEURS DU SIXIÈME SEGMENT ABDOMINAL DE FORME PARTICULIÈRE)*..... 148
RETROPLUMIDAE..... 148
9. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ; DOUBLE APPAREIL D'ACCROCHAGE (UNE PAIRE DE GROSSES PROTUBÉRANCES SUR LE STERNITE 5 ET UNE PAIRE DE SAILLIES PLUS PETITES SUR LE STERNITE 4)*..... 148
PINNOTERIDAE (*pro parte*)..... 148
10. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION MAIS ATYPIQUE EN RAISON DE LA POSITION DES FOSSETTES SOUS-ABDOMINALES*..... 149
HYMENOSOMATIDAE..... 149
11. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, VESTIGIAL OU DISPARU*..... 150
OCYPODIDAE (*sensu* BALSS, 1957) (*pro parte*)..... 150
GRAPSIDAE (*pro parte*)..... 151
GECARCINIDAE (appareil facultatif selon les genres)..... 152
MICTYRIDAE (appareil d'accrochage absent)..... 152
12. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; SUR LE STERNITE 4, UNE PAIRE DE CRÊTES DE RÉTENTION FORMANT UN CRAN D'ARRÊT QUI BLOQUE LE TELSON DANS SA PARTIE BASALE*..... 153
OCYPODINAE (*pro parte*) : sous-genre *Minuca* du genre *Uca* Leach, ainsi que quelques autres espèces d'*Uca*..... 153

IV. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN AU COURS DE LA CROISSANCE..... 156

V. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE CHEZ LA FEMELLE..... 157

VI. LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE CHEZ LES FEMELLES. FORMATION D'UNE CAVITÉ INCUBATRICE..... 159

VII. TENDANCE DE LA PREMIÈRE PAIRE DE PLÉOPODES SEXUELS À SORTIR DE LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE. RAINURES ET « TRANCHÉES » STERNALES..... 163

VIII. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES..... 170

CHAPITRE V. — ORIFICES GÉNITAUX FEMELLES..... 171

I. DÉFINITIONS DE DEUX CATÉGORIES DE BRACHYOURES : PÉDITRÈMES ET STERNITRÈMES..... 171

II. BRACHYOURES *s.l.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)..... 173
DROMIACEA..... 173
DROMIIDAE..... 173
DYNOMENIDAE..... 173
HOMOLOIDEA..... 174
RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA..... 174

Source : MNHN, Paris

Autres Brachyoures péditrèmes 174
Homolodromiidae 174
Tymolidae 174

III. Brachyoures à orifices femelles sternaux (Brachyoures sternitrèmes ou Crabes « vrais ») 174

1. *VAGIN ET OPERCULE* 175

2. *VULVES NON RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN* 176

a) Abdomen de la femelle pubère n'atteignant pas le sternite 6 176
Genre *Corystes* Latreille 176
Genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards 177
Genre *Neuilororystes* H. Milne Edwards 177
Genre *Orithyia* Fabricius 177

b) Position très latérale des vulves 177
Genres *Erimacrus* Benedict et *Telmessus* White 178
Genre *Bellia* H. Milne Edwards 180

3. *VULVES RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN* 180

Genre *Peltarion* Jacquinot 181
Genre *Trachycarcinus* Faxon 181
Genres *Kraussia* Dana [et *Paraxanthus* Lucas] 181
Genre *Thia* Leach 181
Autres Brachyoures 183
Exemple de la sous-famille des Platyxanthinae Guinot 183

4. *POSITION DES VULVES SUR LE STERNUM THORACIQUE* 183

Palicidae 185
Hymenosomatidae 186

IV. Le rôle de la mue dans la copulation 186

Chapitre VI. — ORIFICES GÉNITAUX MÂLES 189

1. Brachyoures *s.l.* à orifices femelles coxaux (Brachyoures péditrèmes) 191

Dromiacea 191
Dromiidae 191
Dynomenidae 191

Homoloidea 193
Raninoidea ou Gymnopleura 193
Autres Brachyoures péditrèmes 194
Homolodromidae 194
Tymolidae 194

II. Brachyoures à orifices femelles sternaux (Brachyoures sternitrèmes ou Crabes « vrais ») 195

Oxystomata *sensu* Balss, 1957 (sauf Tymolinae et Raninidae) 195
Oxyrhyncha *sensu* Balss, 1957 (sauf Hymenosomatidae) 196
Parthenoxystomata (*sensu* Guinot, 1966-1967 ; 1978*b*) 197
Bellioidea (*sensu* Guinot, 1976) 197
Brachyrhyncha (*sensu* Balss, 1957) 197
Corystidae (*sensu* Balss, 1957) 198
Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957) 198
Cancridae et Perimelidae 198
Portunidae 198
Retroplumidae 200

Source : MNHN, Paris

Xanthidae (*sensu* Balss, 1957) 200
Xanthinae des genres *Medaeus* Dana et *Monodaeus* Guinot 202
Pilumninae (*sensu* Balss, 1957) 203
Panopeinae Ortmann 204
Goneplacidae (*sensu* Balss, 1957) 206
Grapsidae (*sensu* Balss, 1957) 206
1. Grapsinae 208
2. Varuninae 208
3. Sesarminae 208
4. Plagusiinae 209
Ocypodidae (*sensu* Balss, 1957 ; plus Camptandriinae) 209
1. Ocypodinae 209
2. Macrophthalminae 211
3. Scopimerinae 211
4. Camptandriinae 212
Pinnoteridae 212
Gecarcinidae (*sensu* Balss, 1957) 212
Mictyridae 214
Palicidae 214
Hexapodidae (= Hexapodinae *sensu* Balss, 1957) 215
Hymenosomatidae 215
III. Résumé des acquisitions nouvelles sur les orifices génitaux mâles 215
Chapitre VII. — PLÉOPODES SEXUELS MÂLES 221
I. Historique 221
II. Description générale 224
III. Disposition des pléopodes mâles chez certains Astacoures 224
IV. Brachyoures *s.l.* à orifices femelles coxaux (Brachyoures péditrèmes) 227
Dromiacea 227
Dromidae 227
Dynomenidae 230
Homoloidea 230
Raninoidea ou Gymnopleura 232
Autres Brachyoures péditrèmes 235
Homolodromidae 235
Tymolidae 236
V. Brachyoures à orifices femelles sternaux (Brachyoures sternitrèmes ou Crabes « vrais ») 239
VI. Changements du premier pléopode sexuel mâle au cours de la vie 245
VII. Remarques sur les pléopodes sexuels mâles en tant qu'organes de copulation 248
Chapitre VIII. — SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE 251
I. Définitions et historique 251
II. Le système endophragmal thoracique chez les Brachyoures 254
1. *BRACHYOURES* S.L. *À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)* 254
Dromiacea 254
Dromidae 254

Source : MNHN, Paris

Dynomenidae 255
Homoloidea 255
Raninoidea ou Gymnopleura 255
Autres Brachyoures péditrèmes 256
Homolodromiidae 256
Tymolidae 256

2. *BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)* 256

Niveau III A. Squelette avec les lames endosternales complètes, parallèles, équidistantes 256

Niveau III B. Squelette aves les lames endosternales 4/5, 5/6, 6/7 incomplètes et avec la lame endosternale 7/8 complète ; formes initiales de condensation du squelette 258

Niveau III C. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et plus ou moins confluentes ; condensation accusée 259

Niveau III D. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et confinées latéralement, d'où l'existence d'une très large zone médiane indivise. 261

III. Conformation particulière du squelette chez les Mictyridae (Brachyoures sternitrèmes) 262

IV. Conformation particulière du squelette chez les Leucosiidae (Brachyoures sternitrèmes) 263

V. Exemple d'une morphocline illustrant l'évolution du système endophragmal thoracique 263

VI. Influence du mode de vie, dimorphisme sexuel, cas particuliers et conclusions sur le système endophragmal thoracique 264

Plaque médiane 265
Selle turcique 266
Dimorphisme sexuel 267
Réduction du somite 8 267

Conclusions 268

BIBLIOGRAPHIE 269

LISTE DES ABRÉVIATIONS CONCERNANT LES DESSINS ET LES PHOTOGRAPHIES 297

PLANCHES 299

LÉGENDES COMPLÈTES DES PLANCHES DE PHOTOGRAPHIES 301

INDEX 339

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'essentiel de ce travail constitue notre thèse de doctorat d'État ès sciences soutenue le 21 juin 1977 à l'Université Pierre-et-Marie-Curie à Paris [1] (*cf.* GUINOT, 1977*a*). La proposition d'une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyoures, qui en était l'aboutissement, a fait l'objet d'une note préliminaire présentée par le Pr Théodore MONOD à l'Académie des Sciences de Paris (*cf.* GUINOT, 1977*b*).

Un travail approfondi sur la famille des Xanthidae nous a fait sentir depuis longtemps les difficultés intrinsèques de la systématique traditionnelle. Nous avions l'impression, il faut l'avouer, que continuer avec le seul recours à la carapace, aux pinces et à quelques autres caractères de moindre envergure, risquait d'aboutir à une impasse. Peu à peu, nous avons pris en considération des caractères jusqu'ici négligés ou méconnus. En nous familiarisant davantage avec les méthodes modernes de l'évolution et avec les découvertes récentes de la génétique des populations, ayant pris en même temps conscience de l'effervescence qui se manifeste à propos des principes de la taxonomie dans la littérature zoologique internationale, nous avons été encouragée à généraliser l'emploi de nouveaux caractères et à en tirer des conclusions sur les liens phylogénétiques des divers taxons carcinologiques. Les premiers fruits de cette démarche sont consignés dans nos « Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Brachyoures » (*cf.* GUINOT, 1966-1971).

La mise en œuvre de cette thèse a été précédée d'un examen critique des théories actuelles de la classification (GUINOT, 1978*a*, sous presse). Dans ce texte, nous avons tout particulièrement souligné l'importance des récents efforts pour une systématique cladistique et mis en lumière les principes méthodologiques, en partie nouveaux, qui doivent guider le zoologiste dans la reconstitution des groupes naturels. Dans la mesure où une classification se veut cladistique, exigence très légitime, il est nécessaire de pouvoir l'étayer et la valider par l'établissement de morphoclines ; la morphocline étant une série phylogénique de transformations de caractères homologues, le problème le plus délicat est la distinction entre les caractères plésiomorphes (primitifs) et les caractères apomorphes (avancés, dérivés). La concordance de plusieurs morphoclines permet de juger de l'avance anagénétique d'une lignée. Bien que l'appréciation par grade doive être secondaire, subsidiaire, elle est — du moins dans l'état actuel de la recherche — très utile pour la définition des taxons de rang supérieur.

Le désir de reconstituer des groupements vraiment « naturels » a compliqué progressivement la tâche des systématiciens. Cependant, bien qu'à la notion-clef d'archétype se soit substituée celle de liens génétiques, les classifications n'ont pas été vraiment bouleversées : le concept opérationnel d'archétype s'est maintenu d'une certaine manière, à la fois très proche en pratique et très différente sur le plan épistémologique, sous la forme de morphotype moderne (ensemble de caractères hypothétiques attribués à l'ancêtre commun d'un groupe naturel). Nous avons montré que bon nombre des inconséquences du classement habituel étaient si profondes, le poids du passé si lourd, que l'on n'a pas osé rompre les axes principaux de l'ancien échafaudage taxonomique.

Nos recherches morphologiques et nos lectures sur le débat actuel entre les tenants des systématiques évolutionniste, phénétique et cladistique nous ont suggéré des réflexions sur les nouvelles exigences logiques de la taxonomie. Il nous a paru nécessaire de faire précéder la partie essentielle de notre thèse d'une introduction sur les théories de la classification et les nouvelles méthodes d'inves-

1. Devant le jury composé des Prs Pierre DRACH (Président), Théodore MONOD, Max VACHON, Robert HOFFSTETTER et Jean VOVELLE.

Source : MNHN, Paris

tigation taxonomique. Ce texte a été maintenant détaché et publié à part (*cf.* GUINOT, 1978*a*). L'étude morphologique n'étant pas un but en soi, notre thèse s'achevait par des propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyoures. Pour des raisons matérielles, ce dernier chapitre de la thèse a dû être publié séparément (*cf.* GUINOT, 1978*c*). Les trois textes forment dans notre esprit une unité : le présent travail constitue l'essentiel de la recherche morphologique et les deux autres publications en sont, l'une la justification épistémologique et l'autre la synthèse, l'aboutissement en vue duquel ont été entreprises toutes nos recherches analytiques.

AVERTISSEMENT POUR L'ILLUSTRATION [1]

Les plastrons sternaux sont toujours dessinés d'un seul tenant, sur une surface plane, en intégrant, dans les nombreux cas de plastrons convexes, plusieurs angles de vue ; ainsi on échappe aux déformations dues à la perspective. Leur représentation peut être dite « figuration développée » : les sternums thoraciques à profil arrondi sont dessinés en plusieurs fois, chacune des parties étant représentée dans sa plus grande dimension. Tous les détails du plastron sternal et de l'abdomen, y compris les sutures sternales cachées par l'abdomen, ont été volontairement dessinés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses parties.

LISTE DES PERSONNES ET INSTITUTIONS NOUS AYANT FOURNI DOCUMENTATION OU MATÉRIEL

Un tel travail n'aurait pu être fait sans l'examen comparatif d'un matériel abondant et varié. De nombreuses personnalités, conservateurs de Musée, nous ont fait l'honneur de leur confiance en nous envoyant, en prêt ou en don, des spécimens, parfois rares, voire uniques. Plusieurs zoologistes nous ont entretenu de leur propre expérience. Notre reconnaissance associe à des titres divers les personnes et institutions dont la liste figure ci-après :

Dr A. J. BRUCE ; Dr B. M. CAMPBELL, Deputy Director, Queensland Museum, Fortitude Valley, Australie (QM) ; Dr A. CAPART, directeur de l'Institut Royal des Sciences naturelles Bruxelles (IRSN) ; Dr R. CATALA, directeur de l'Aquarium de Nouméa (Fondation R. CATALA-STUCKI), Nouvelle-Calédonie ; Dr F. A. CHACE, Jr, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; Dr P. A. COELHO, Laboratoire de Ciências do Mar, Recife-Pernambuco, Brésil ; Dr A. CROSNIER, directeur du Centre ORSTOM de Nosy Bé, Madagascar ; Dr R. K. DELL, directeur du Dominion Museum, Wellington ; M. R. DÉRIJARD ; Dr D. M. DEVANEY, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii (BPBM) ; Dr W. ENGELHART, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Munich (ZSM) ; Prof. Dr J. S. GARTH, Chief Curator, Allan Hancock Foundation, Los Angeles (USC) ; Dr L. FORCART, Muséum d'Histoire naturelle, Bâle (MHNB) ; Dr C. B. GOODHART, University Museum of Zoology, Cambridge, Grande-Bretagne (UMZC) ; Dr I. GORDON ; Dr D. J. G. GRIFFIN, The Australian Museum, Sydney (AM) ; Dr J. R., GRINDLEY, The South African Museum, Cape Town (SAM) ; Dr H. E. GRUNER, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin (ZMB) ; Dr Gerd HARTMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum, Hambourg (ZMH) ; Dr W. D. HARTMAN, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Conn. ; Dr R. G. HARTNOLL, Marine Biological Station, Port Erin, Isle de Man ; Dr B. HAUSER, Musèum d'Histoire naturelle, Genève (MHNG) ; Dr Hiroshi HAYASHI, Tokyo ; Dr J. R. HEATH, Fisheries Institute, Dar es Salaam ; Dr L. B. HOLTHUIS, Rijksmuseum van

1. Les dessins sont l'œuvre de M. Maurice GAILLARD, les photographies celle de M. Jacques REBIÈRE ; nous les assurons tous deux de notre reconnaissance.

Source : MNHN, Paris

Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH) ; Dr R. W. INGLE, British Museum (N.H.), Londres (BM) ; Dr H. JANUS, Hauptkonservator, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNT) ; Prof. KUENZER, Zoologisches Institut und Museum der Universität, Göttingen (ZMG) ; Dr H. V. LEVI, Curator, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. (MCZ) ; Dr R. B. MANNING, Smithsonian Institution, U.S. National Museum, Washington (USNM) ; Dr Claude MICHEL, directeur, Mauritius Institute, Port-Louis, île Maurice (MI) ; Mme PEYROT-CLAUSADE, Station marine d'Endoume, Marseille ; Dr E. POPP, Zoologisches Staatssammlung, Munich (ZSM) ; Dr Y. PLESSIS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Dr G. PRETZMANN, Naturhistorisches Museum, Vienne (NHMW) ; Dr H. B. ROBERTS, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; Dr T. SAKAI, Yokohama National University, Tokyo ; Dr B. SALVAT, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Dr E. SANTAELLA, Universidad de la Laguna, Tenerife, îles Canaries ; Dr S. SECRETAN, Laboratoire de Paléontologie du Muséum à Paris ; Dr A. G. SMITH, California Academy of Sciences, San Francisco (CAS) ; Prof. W. STEPHENSON, University of Queensland, Australie ; Dr Z. ŠTEVCIC, Institut za Biologiju Mora, Rovinj, Yougoslavie ; Dr J. H. STOCK, Zoologisch Museum, Amsterdam (ZMA) ; M. B. THOMASSIN, Station marine d'Endoume, Marseille ; Dr TRAN NGOC LOI, directeur de l'Institut océanographique de Nhatrang, Viet-nam (ION) ; Dr L. VÍA, Laboratorio de Geologia, Barcelone ; Dr T. WOLFF, directeur, Universitetets Zoologiske Museum, Copenhague (UZMC) ; Dr N. A. ZARENKOV, Université Lomonossov, chaire de Zoologie des Invertébrés, Moscou.

Nous adressons également nos remerciements à MM. les directeurs : du South Australian Museum, Adélaïde, Australie (SAMA) ; du National Museum of Singapore (NMS) ; du South African Museum, Cape Town, Afrique du Sud ; de l'American Museum of Natural History, New York (ANMH) ; de l'Institute Marine Research Indonesia, Djakarta, Indonésie (IMR) ; du Musée Zoologique de l'Université et de la Ville, Strasbourg, France (MZUS) ; du Natur-Museum und Forschungsinstitut, Frankfurt am Main-1 (NMSF).

En outre, nous avons reçu de précieux renseignements du Dr L. G. ABELE, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Canal Zone ; de M. P. CALS, Université Pierre-et-Marie-Curie ; du Dr J. E. LEWIS, Tulane University, New Orleans, U.S.A. ; du Dr R. SERÈNE, Laboratoire de Carcinologie et d'Océanographie biologique (EPHE), Paris ; du Dr R. G. WEAR, Victoria University of Wellington, Nouvelle-Zélande ; du Dr C. W. WRIGHT, Londres.

Source : MNHN, Paris

Chapitre I

QUELQUES PROBLÈMES PARTICULIERS À LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES

> « *L'étude des* animaux sans vertèbres *prise ailleurs que dans l'art de distinguer les objets, est la seule source où l'on peut puiser non seulement les vrais principes de la zoologie, mais même ceux qui peuvent nous donner une juste idée de la vie, de l'organisation animale et de ce que sont les animaux eux-mêmes* ».
> Lamarck, *Discours d'ouverture pour le cours de 1816* (Vachon et *al.*, 1972).

Du fait de l'extrême diversification des nombreux représentants de la classe des Crustacés, lorsque l'on aborde les Décapodes, on se trouve déjà en face d'un niveau taxonomique désigné comme *ordre* et, lorsque, finalement, l'on s'adresse aux Brachyoures, le rang atteint est déjà celui de *tribu* [1] (certaines classifications anciennes néontologiques ; Beurlen et Glaessner, 1930), d'*Abteilung* (Beurlen, 1930 ; Balss, 1957 ; Gruner, 1969 ; Vía, 1969) ou de *section* (Calman, 1909 ; Bouvier, 1940 ; Waterman et Chace, 1960 ; Kaestner, 1970). Toutefois, pour certains paléontologistes modernes, les Brachyoures sont un *infra-ordre* (Glaessner, 1960 ; 1969 ; Wright et Collins, 1972).

Les catégories hiérarchiques à l'intérieur des Brachyoures sont donc très limitées. Cette place des Crabes — qui sont représentés dans le monde par près de 5 000 espèces vivantes — à un bas niveau de l'échelle hiérarchique crée une situation difficile car elle restreint la liberté d'action du taxonomiste. Par ailleurs, depuis longtemps, la tentation est grande de séparer certains groupes (par exemple Dromiacea, Gymnopleura) des Brachyura *sensu stricto*, afin que ces derniers deviennent un ensemble strictement monophylétique. Or, il ne suffit pas de soustraire des Brachyoures « vrais » les formes que les premiers auteurs déjà appelaient Brachyura Anomala et que l'on considère aujourd'hui encore comme un « stock pré-brachygnathe » (Williamson, 1965) ou comme des Pseudobrachyoures (Števcic, 1971*b*) ; il faut leur trouver une place adéquate, ce qui exige une réorganisation de la systématique de l'ensemble des Décapodes.

C'est pourquoi nous nous sommes interrogée sur la signification réelle des taxons carcinologiques existants et nous avons réexaminé les méthodes ainsi que les résultats de nos prédécesseurs. Évidemment, toute tentative d'explication taxonomique se heurte à une certaine relativité des appréciations, tant du concept « brachyoure » que des notions de « lignée » et de « grade » chez les Crabes.

En passant en revue les essais de définition et de classification des Brachyoures, on voit comment le désir de reconstituer des groupements vraiment « naturels » complique progressivement la tâche des systématiciens. Dans une certaine mesure, d'anciens carcinologistes, comme Henri Milne Edwards et Alphonse Milne Edwards, ont anticipé sur la classification phylogénétique. Simpson (1945) fait

1. Dans certaines classifications carcinologiques couramment utilisées, le terme *tribu* s'applique à un taxon de rang élevé. C'est ainsi que, dans la classification de Balss (1957), la tribu est une catégorie supérieure à la famille, ce qui n'est pas conforme aux règles hiérarchiques. Comme nous nous référons dans ce travail au système de Balss, nous sommes souvent obligée d'employer l'appellation de tribu dans le même sens que l'auteur allemand.

Source : MNHN, Paris

l'éloge de Linné pour certains accords surprenants entre sa classification et celle des auteurs récents. Il ne s'agit pas d'un hasard. Si la notion d'archétype est foncièrement erronée du point de vue de la biologie évolutionniste, il n'en est pas moins vrai qu'elle comporte un contenu empirique recouvrant en grande partie celui de *morphotype* moderne [1]. Le morphotype n'est pas une structure idéale qui fait partie de l'échelle des êtres : il se rapporte à une forme réelle qui est l'ancêtre supposé d'un taxon monophylétique.

L'examen critique des principes et des caractères utilisés jusqu'à présent dans la classification des Brachyoures nous a convaincue de la nécessité d'une remise en cause des conceptions classiques et d'un choix différent des structures de référence diagnostique. Une révision mondiale du matériel carcinologique était indispensable ainsi qu'un certain recours aux données paléontologiques.

Nous avons tenté de faire la distinction entre les relations par clade et celles par grade, à savoir par lignée et par niveau. La constatation et l'étude des caractères apomorphes permettent d'aboutir à la présentation de séries morphologiques, de morphoclines, qui illustrent la transformation des lignées. Diverses facettes du processus de carcinisation ont pu être mises en lumière.

I. LES TROIS NIVEAUX DE LA CARCINISATION

Dans le domaine des Décapodes, l'exemple le plus frappant de transformations corrélatives est, sans doute, le processus de *carcinisation* [2]. Celui-ci consiste en une évolution associée de nombreux caractères, notamment : réduction de la longueur relative du céphalothorax et agrandissement du rapport largeur/longueur de certaines structures (carapace ; plastron sternal ; cadre buccal ; éventuellement, chambre branchiale ; etc.) ; aplatissement général du corps et « abaissement » de diverses formations internes ; réduction de l'abdomen et son reploiement contre le sternum thoracique ; réduction du rostre ; condensation céphalique ; perte partielle de la segmentation initiale, linéaire et régulière ; régression des surfaces membraneuses souples ; renforcement de la calcification.

Nous ne parlerons pas ici du processus de *céphalisation*, également rencontré chez les Décapodes. Nous renvoyons aux importants travaux de Secretan (1964 ; 1966 ; 1972) : « La céphalisation des Décapodes est en liaison avec une rotation des pleurites [portions originairement latérales du corps de chaque segment] des segments masticateurs, par rapport au plan des pleurites de la région thoracique, rotation qui s'accompagne d'une réduction de taille, de sorte qu'ils adhèrent latéralement à la carapace par leur bord initialement supérieur » (Secretan, 1966, p. 1062).

Par le processus complexe de carcinisation s'acquiert le *faciès crabe*. Cette évolution « orientée » vers la réalisation du « type brachyourien » affecte des lignées différentes de Décapodes, avec des décalages chronologiques et des limitations à des niveaux divers. Les Porcellanidae et Lithodidae en sont un exemple classique. Le phénomène de convergence est patent.

Selon Van Straelen (1925, p. 439), on peut rapporter les Crustacés Décapodes à deux types morphologiques : « un type fusiforme, adapté à la vie nectique ; un type dépressiforme, adapté à la vie benthique ».

Chez les Décapodes nageurs, le corps est mince, souvent semi-transparent, comprimé et cylindrique. La carapace est prolongée par un abdomen souvent très long, puissamment musclé, et aux

1. Nous entendons ce terme non pas dans l'acception des paléontologistes, selon laquelle il s'agit de variants morphologiques, mais définissons le morphotype comme un ensemble de caractères hypothétiques attribués à l'ancêtre commun d'un groupe naturel.

2. Nous aurions préféré le terme *cancérisation*, qui évoque le genre *Cancer* Linné, considéré comme typique des Brachyoures, mais ce mot désigne communément un processus pathologique. Nous utilisons donc le terme *carcinisation*, qui a la même racine que carcinologie et évoque le genre *Carcinus* Leach. L'expression *brachyourisation*, introduite par Števčić (1971*b*, p. 333), devrait être employée dans une acception plus restreinte, c'est-à-dire s'appliquer exclusivement aux transformations aboutissant aux Brachyoures.

Source : MNHN, Paris

segments flexibles. Les principaux organes de la locomotion sont les pléopodes, qui permettent à ces Crustacés de nager ou de sauter avec vigueur. On admet communément le concept Natantia et l'on parle de type « pénéide » ou « caridoïde ». Ce sont les Penaeidea qui sont parmi les premiers connus à l'état fossile, depuis le Trias au moins. Ces Natantia étaient certainement très nombreux, notamment au Jurassique. Les Caridea, plus tardifs et remplaçant en quelque sorte les Penaeidea, sont représentés par des types nectiques, planctoniques, benthiques (ces derniers étant parfois marcheurs, avec le corps déprimé), mais il n'y a pas de types cancériformes. Les Stenopodidea sont benthiques et reptantiformes (*cf.* Van Straelen, 1925, p. 441).

Les Décapodes marcheurs du type *macroure* (à « queue » grande) sont généralement des formes au test épais, au corps déprimé, composé d'un céphalothorax allongé, auquel fait suite un abdomen important, à forte musculature et doté d'appendices ne servant que peu à la nage. Les bases des appendices thoraciques opposés sont séparées par des sternites le plus souvent étroits, de sorte qu'elles peuvent sembler presque contiguës. Chez les Macroures, la contraction brusque des muscles fléchisseurs de l'abdomen et les battements de la nageoire caudale permettent un mouvement rapide de fuite vers l'arrière. Le repoiement de la partie terminale de l'abdomen apparaît comme un facteur de ralentissement de la locomotion normale vers l'avant. Les péréiopodes sont les principaux organes locomoteurs.

Parmi les Reptantia Palinura fossiles, les † Eryonidae sont représentés par certaines espèces à corps dépressiforme et céphalothorax largement étalé, ce qui — d'après Van Straelen (1925) — suggère une adaptation à la vie benthique. Au Trias et au Jurassique, les † Eryonidae jouent le rôle qu'auront plus tard les Brachyoures, les Eryonidae s'éteignant au moment où les Crabes *sensu lato* s'épanouissent. « L'acquisition d'un corps dépressiforme est donc en relation avec la vie sur le fond » (p. 442-443). Les Eryonidae jurassiques présentent des caractères de convergence avec les Brachyoures actuels (par exemple, développement d'yeux placés à l'extrémité de pédoncules longs et mobiles), ces Crustacés ayant dû vivre enfouis dans la vase, les yeux seuls dépassant. Van Straelen considère que, si les Eryonidae sont les Reptantia connus les plus primitifs, ils ne constituent toutefois pas la souche de ces derniers.

Chez les Anomoures, l'abdomen se modifie par diverses voies. Chez les formes fouisseuses, comme les Thalassinoidea, la calcification du tégument est affaiblie, les pleurons abdominaux se réduisent ou disparaissent ; le dernier somite thoracique est libre. Un phénomène similaire se produit chez certains Paguroidea qui abritent leur abdomen mou dans une coquille. En revanche, les Paguriens qui mènent une vie libre, sans avoir recours à une coquille, se calcifient et acquièrent le faciès crabe (*cf. infra*). Dans l'évolution des Galatheoidea, pendant les premiers stades, l'abdomen, qui ne renferme qu'une faible partie des viscères, ne diminue pas de taille mais se replie plus ou moins sous le céphalothorax. Il y a réduction du dernier somite thoracique, lequel est libre, et la dernière paire de péréiopodes, qui n'a pas de support fixe, ne peut pas servir à la locomotion. Chez les Galathées, seule la nageoire caudale est normalement rabattue. Chez les Porcellanes, l'abdomen, qui conserve telson et nageoire caudale, s'est considérablement aplati et se rabat tout entier contre la paroi sternale, les premiers somites abdominaux étant seuls visibles en vue dorsale. Un faciès crabe, différent de celui des Paguriens cités plus haut, se réalise.

Selon Van Straelen (*ibid.*, p. 449), les Galatheidae ont fourni des genres à partir du Bathonien ; les formes portlandiennes avaient déjà le faciès actuel.

Chez les Brachyoures, l'organisme se raccourcit et s'élargit, devient plus ramassé, s'aplatit. L'abdomen n'est plus l'organe du mouvement. Il se réduit à un appendice de faible taille, aminci ; il peut s'infléchir sans que soit perdu le support du dernier somite thoracique, lequel est non pas mobile mais soudé au céphalothorax. La nageoire caudale a disparu. Progressivement, les segments abdominaux se fusionnent entre eux. La fonction locomotrice de l'abdomen est éliminée. Les pléopodes, qui manquent sur le premier somite abdominal femelle, perdent tout rôle ambulatoire : ils sont ovifères chez la femelle et il ne reste plus que deux paires d'appendices copulateurs chez le mâle. La fonction locomotrice, qui était assurée par les muscles abdominaux, est transférée aux muscles thoraciques qui actionnent les péréiopodes, devenus souvent de vigoureux appendices marcheurs, fouisseurs ou

Source : MNHN, Paris

nageurs. Les sternites correspondant aux somites thoraciques se réunissent en un plastron plus ou moins vaste, sur lequel les traces de la métamérie primitive persistent plus ou moins.

Nous montrons, dans le chapitre consacré au sternum thoracique, que le plastron sternal, étroit, allongé et métamérisé dans la région postérieure, tend à s'élargir et à perdre sa structure segmentaire sur une plus ou moins grande étendue de la partie médiane, lorsque l'on passe des formes primitives aux formes supérieures de Brachyoures. Les divisions intermétamériques, à l'origine continues, parallèles, régulières, deviennent incomplètes, s'incurvent, se déforment. Le « perfectionnement » de la carcinisation entraîne une condensation segmentaire thoracique (*cf.* notamment le cas des Hexapodidae, chapitre III).

Le début des Brachyoures se situerait au Jurassique, époque à laquelle on a découvert des Homolodromiidae et des Dromiidae. Van Straelen (*ibid.*, p. 447) signale que l' « on n'a pas trouvé de types qui puissent être considérés au point de vue morphologique comme établissant le passage de la série homolienne à la série dynoméno-dromienne ». L'origine des Brachyoures hautement diversifiés demeure problématique, surtout en raison du manque de connaissances sur les Crabes du Crétacé (Glaessner, 1969, p. R 440).

Si, au cours de l'évolution des Décapodes, la prise en charge de plus en plus importante de la fonction locomotrice par les péréiopodes entraîne un renforcement des sternites thoraciques, la diminution corrélative de la fonction de l'abdomen et de ses appendices s'accompagne de la réduction des sternites abdominaux.

La plupart des Brachyoures se déplacent par un mouvement latéral (*cf.* Clarac et Coulmance, 1971), à l'exception, au moins, des Mictyridae, Crabes grégaires qui accomplissent sur les plages de grandes randonnées avec marche vers l'avant (Cameron, 1966).

Un autre facteur de transformation intervient : la conformation de la chambre branchiale. Chez les Macroures, les branchies sont placées verticalement ; la région de la carapace correspondant à la voûte de la chambre respiratoire s'étale peu en largeur et descend presque verticalement jusqu'à la base des péréiopodes. C'est pourquoi, chez les Macroures, la portion dorsale du bouclier céphalothoracique est étroite, semi-cylindrique. Le branchiostégite est souvent très développé, parfois partiellement visible en position dorsale.

Chez les Brachyoures typiques, la chambre branchiale se développe beaucoup en largeur et diminue en hauteur. Les branchies sont placées obliquement, couchées sur un plan très incliné. La voûte de la chambre respiratoire est presque horizontale. C'est ainsi que, chez les Crabes, la portion dorsale du bouclier céphalothoracique est très élargie et à peu près horizontale. Le branchiostégite est étroit et refoulé ventralement. Les régions hépatiques peuvent se développer en largeur, jusqu'à dépasser l'angle exorbitaire.

Selon Hartnoll (1964*a*), chez les Oxyrhynques, la réduction de la région antérieure du corps, donc de la chambre branchiale, a entraîné la disparition de certaines branchies antérieures. La présence de plusieurs stades de régression dans des sous-familles distinctes de Majidae indiquerait que la « perte de branchies se serait produite en plusieurs fois et dans des stocks indépendants » (Hartnoll, 1964*a*, p. 147).

Replié sous le céphalothorax et inséré dans une dépression du sternum où le maintient un dispositif d'accrochage, variable selon les groupes, l'abdomen brachyourien s'intègre dans la silhouette générale du corps, qui est dominée par la carapace. La formation d'une *cavité sterno-abdominale* recevant complètement l'abdomen est une véritable novation évolutive des Brachyoures (voir le chapitre IV sur la cavité sterno-abdominale et l'appareil d'accrochage de l'abdomen).

Le véritable faciès crabe (*cf.* fig. 1 H, I) se caractérise donc par un corps élargi, raccourci, comprimé dorso-ventralement, et par un abdomen rudimentaire, lame plate et courte, non visible dorsalement, ne sortant qu'exceptionnellement de son réceptacle. L'ensemble est devenu plus rigide par suite de la formation du plastron sternal et du développement d'une vaste carapace, fortement calcifiée. Une condensation s'opère à la suite du processus de céphalisation. L'épistome est soudé à la carapace.

Les chélipèdes sont ramenés sous la face ventrale. Des articles des appendices se fusionnent ; ainsi, sur le chélipède, l'articulation entre le basis-ischion et le mérus, mobile chez certaines formes, s'ankylose depuis

Source : MNHN, Paris

l'ankylose légère jusqu'à la perte totale du mouvement et, finalement, jusqu'à la soudure, pratiquement sans traces de l'ancienne ligne de suture (GUINOT, 1968*b* ; et *cf.* pl. 10, fig. 4 ; genre *Carpilius*, où la ligne de suture a complètement disparu à l'exception de deux fossettes vestigiales).

Alors que chez les Pénéides les pattes-mâchoires sont partiellement pédiformes et que les autres appendices n'offrent que des différenciations limitées, ces diverses parties se diversifient et se spécialisent fortement chez les Décapodes évolués. Dans la condition primitive, pénéide, l'apparence est encore celle d'un complexe de métamères. Les formes plus avancées sont plus « condensées » et, en même temps, présentent davantage d'organes spécialisés : ce « progrès » permet l'adaptation à des environnements beaucoup plus variés, la conquête de nouveaux habitats et de nouvelles niches écologiques.

KINNE (1963) a bien montré que les différences structurales macroévolutives ne pouvaient être expliquées par des adaptations à la température, à la salinité et à la vie terrestre. Elles proviendraient de différences dans le mode de locomotion, de respiration, d'alimentation.

Les transformations indiquées ci-dessus s'accompagnent d'une restructuration interne, notamment le développement d'un système endophragmal et apodémien solide, sur lequel s'insère la musculature des appendices thoraciques. On sait (DRACH, 1971) que le mode et aussi le degré de soudure des segments « endosquelettiques » donnent des informations précieuses, principalement sur le niveau évolutif. Chez les Natantia, le squelette se présente sous une forme très simple, en liaison avec la calcification peu accentuée et avec l'importance relativement faible des périéiopodes. Les Reptantia présentent une novation évolutive fondamentale, en corrélation avec l'accroissement de la taille et du volume musculaire, ainsi qu'avec le nouveau type de locomotion : les lames squelettiques, interconnectées, assurent à la musculature thoracique une charpente d'insertions rigides et compliquées. Chez les Brachyoures, la condensation antéro-postérieure, en rapport avec le raccourcissement de l'axe céphalothoracique, caractérise le système squelettique : il y a convergence latérale postérieure des endosternites et des endopleurites, réunis par une lame de jonction elle-même raccordée à la selle turcique (voir le chapitre sur le système endophragmal). Au départ, cylindrique et régulièrement métamérisé (dans sa partie postérieure), le squelette « interne »[1] s'élargit, se tasse, et les délimitations entre les métamères prennent des formes complexes ou disparaissent, tout au moins dans le milieu du corps.

Il faut souligner que, en dépit de ces transformations, le système endophragmal garde son plan structural initial. Bien que le processus de carcinisation amène — comme nous le montrerons — à des formes semblables, il est possible de démasquer cette convergence par un examen attentif du système endophragmal.

Parmi les phénomènes de réorganisation de l'anatomie interne, mentionnons la concentration progressive du système nerveux.

Dans sa forme primitive, le système nerveux est scalariforme, c'est-à-dire constitué par la succession métamérique d'une paire de ganglions correspondant aux différents somites et réunis transversalement par une commissure ; chaque paire de ganglions est rattachée à la précédente et à la suivante par un connectif longitudinal. Schématiquement, d'arrière en avant, on distingue dans l'abdomen une chaîne nerveuse ventrale ; dans le céphalothorax, cinq paires de ganglions nettement séparés, correspondant aux cinq paires de périéiopodes ; plus en avant, une masse ganglionnaire provenant de la fusion de trois ganglions appartenant au thorax et de trois autres appartenant à la tête ; enfin, antérieurement, le ganglion cérébroïde, lequel, d'après l'étude des nerfs qui en partent, correspond à trois masses nerveuses (ganglions des yeux, des antennules et des antennes).

Chez les Macroures se produit une contraction latérale (les ganglions d'une même paire entrent en contact), avec laquelle coïncide une concentration longitudinale de tous les ganglions innervant les appendices buccaux (de la mandibule à mxp3). Dans le thorax, s'échelonnent cinq paires de gan-

1. C'est-à-dire *topographiquement* interne.

Source : MNHN, Paris

glions innervant les péréiopodes ; dans l'abdomen, six paires. Bouvier (1940, p. 31) indique que cette conformation caractérise la plupart des Macroures marcheurs, sauf les Scyllarides où il y a fusion de tous les ganglions thoraciques.

« A mesure qu'on s'éloigne des Macroures on voit s'accuser la concentration, la chaîne abdominale restant encore dans l'abdomen (*Porcellana longicornis*) [1] ou, réduite, rentrant dans le céphalothorax (*Porcellana platycheles*, Dromies) pour se fusionner finalement avec la masse céphalothoracique. La masse résultante est encore traversée par l'artère sternale (comme chez les Macroures où elle passe entre les ganglions des pattes III et IV), mais dans les Crabes supérieurs, la masse est imperforée et précède l'artère » (Bouvier, 1940, p. 31).

Toujours selon Bouvier (1940, p. 307), à propos du système nerveux des Brachyoures, les Oxyrhyncha présentent un haut degré de concentration : « la masse ganglionnaire thoracique est d'ordinaire compacte, sans perforation pour l'artère sternale, particularité que l'on observe d'ailleurs chez les Cyclométopes très évolués du groupe des Xanthes ».

Un autre processus, qui est engagé par suite de l'élargissement de la carapace et du sternum thoracique, a pour effet d'écarter les bases des péréiopodes : c'est la *migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal*. Chez les Brachyoures à plastron sternal étroit, l'orifice mâle est coxal, le pénis pouvant pénétrer dans le pléopode 1 tout proche. Lorsque, entre l'appendice sexuel et le pénis du même côté, s'intercale une large portion sternale, l'orifice mâle quitte sa position coxale et se déplace sur la surface sternale, de sorte que le pénis ne se trouve pas éloigné du pléopode (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

Il conviendrait de bien étudier les corrélations qui existent entre les caractères qui se transforment. La contraction antéro-postérieure du céphalothorax doit-elle être mise en relation avec l'élargissement du corps ? L'écartement des péréiopodes de part et d'autre du plan sagittal médian et l'intercalation, entre ceux-ci, d'un plastron sternal sont-ils des phénomènes liés au raccourcissement ? Le raccourcissement général entraîne-t-il un raccourcissement céphalique, la céphalisation, la limitation du cadre buccal, la brachygnathie, la position plus horizontale des antennules ?

Le processus complexe que nous venons de décrire aboutit donc à ce que l'on appelle le « faciès crabe ». La carcinisation se manifeste de trois façons, qu'il faut se garder de confondre et que nous allons maintenant évoquer.

1. *LA CARCINISATION CHEZ LES DÉCAPODES*

L'apparition, dans des groupes divers de Décapodes, de tendances évolutives analogues « induit » par *convergence* une certaine similitude et permet l'accomplissement de fonctions semblables. En ce sens, la carcinisation affecte des Décapodes autres que les Brachyoures. On peut supposer qu'une ressemblance profonde dans la structure du génome des divers Décapodes est à l'origine de ce parallélisme des réponses à des demandes similaires de l'environnement. Pour le systématicien, la constatation de ce phénomène est gênante dans la mesure où elle justifie le doute sur le caractère strictement monophylétique de tous les Brachyoures actuels.

Schématiquement, on divise depuis longtemps les Décapodes Reptantia en trois types : macroure, anomoure et brachyoure. Comme nous l'avons vu précédemment, de nombreuses classifications adoptent un tel partage tripartite comme s'il correspondait à une réalité phylogénétique.

Chez les Macroures, au corps allongé, l'abdomen est un véritable prolongement caudal, symétrique, protégé par des formations tégumentaires calcifiées. Nous avons déjà montré que, à partir du type nageur, la carcinisation, en grande partie liée au changement du mode de locomotion, favorise le céphalothorax et réduit la partie abdominale.

Chez les Anomoures [2], la carcinisation revêt des aspects assez singuliers qui ont retenu l'atten-

1. C'est-à-dire *Pisidia longicornis* (Linné) de la littérature actuelle.

2. Pour la partie du texte concernant la carcinisation chez les Anomoures (p. 18-21), nous avons montré notre manuscrit à deux spécialistes : tout d'abord, en 1976, à Mme de Saint-Laurent, du Muséum national à Paris ; puis, en mai 1978, au Dr Janet Haig, Associate Curator of Crustacea, University of Southern California, Los Angeles :

Source : MNHN, Paris

tion de plusieurs carcinologistes. Nous inspirant de Borradaile (1916, fig. 13), nous avons représenté sur la figure 1 divers exemples d'Anomoures « carcinisés » (A-F), à côté de trois Brachyoures *sensu lato* : *Homola* Leach (fig. 1G) qui combine, aux stades larvaires, des traits anomouriens et des traits brachyouriens ; *Carcinus* Leach (fig. 1H) et *Ocypode* Weber (fig. 1I), deux Crabes « vrais », le dernier nous montrant une carapace quadrilatère, fort élargie et un abdomen très réduit.

Le phénomène de carcinisation a été analysé par Borradaile (1916), après la découverte d'une espèce néo-zélandaise de Pagure appartenant au genre *Porcellanopagurus* Filhol, dont le faciès crabe est remarquable (fig. 1D). L'élargissement du céphalothorax, l'aplatissement et l'ornementation de la plaque dorsale, la forme du rostre, ainsi que la réduction de l'abdomen, où l'asymétrie est plus ou moins visible, donnent à cet Anomoure (Paguroidea Paguridae) l'apparence d'un Brachyoure.

Melin (1939) puis Wolff (1961) ont bien souligné que la classification des Paguroidea tient compte en premier lieu de la forme générale du corps. Or, dans un groupe qui montre une telle variété de modes de vie et d'adaptations biologiques, accorder trop d'importance aux caractères résultant de l'ajustement à l'environnement ne permet pas de déceler les véritables affinités phylogénétiques.

De nombreux Paguroidea se présentent comme des tentatives vers le type Crabe, et cela dans des groupes différents. Le céphalothorax s'élargit, s'aplatit, s'orne de lobes latéraux, s'avance en un rostre pointu ; dans la région antérieure apparaît une plaque dure, calcifiée, ressemblant à la carapace cancérienne. Chez *Porcellanopagurus*, les trois premières paires de pattes empruntent certains traits brachyouroïdes ; l'abdomen, presque symétrique, est réduit, Une coquille, non spiralée, est simplement tenue sur le dos, couvrant la partie molle du céphalothorax et l'abdomen, susceptible de porter une grande masse d'œufs (*cf.* Borradaile, 1916).

Chez un autre Anomoure, *Tylaspis* Henderson (fig. 1A), la forme est moins cancérienne ; toutefois, la partie postérieure du céphalothorax est plus dure que chez les autres Pagures et l'abdomen, symétrique et très réduit, ne semble pas avoir recours à un abri.

Le genre *Ostraconotus* A. Milne Edwards offre un céphalothorax calcifié vers l'arrière et un très court abdomen, également non recouvert ni protégé.

Pour un nouveau genre, *Probeebei*, Boone (1926, p. 73) a créé une famille d'Anomoures, les Probebeïidae. Chez *Probeebei mirabilis* Boone, qui mène une vie libre, c'est sur le céphalothorax tout entier que porte la calcification ; les tergites abdominaux 1 à 5 sont fortement calcifiés ; l'abdomen prend une attitude de reploiement très nette. Rejetant la famille des Probeebeïidae, Wolff (1961, p. 26) montre que *Probeebei* est un membre hautement spécialisé de Paguridae. Actuellement, les genres *Probeebei* ainsi que *Tylaspis* sont rangés dans la famille des Parapaguridae Smith, 1882 (Haig, *in litt.* juin 1978).

Il est des cas où la carcinisation (aussi bien le changement de forme que la calcification) touche seulement la carapace et épargne l'abdomen. Par exemple, *Lobidochirus splendescens* (Owen) combine un céphalothorax élargi, atypique, non pagurien, avec un abdomen mou, asymétrique, qui s'abrite dans une coquille de Gastéropode. On peut se demander, avec Wolff (1961, p. 26), ce qui, chez cette espèce, a induit une carcinisation si marquée du thorax.

La structure cancériforme représente le terme évolutif des Paguroidea dans plusieurs lignées. Les Lithodidae (fig. 1C), parfois confondus avec les Brachyoures Majidae à cause de leur carapace triangulaire, entièrement calcifiée et spinuleuse, mènent une vie libre, sans besoin d'un abri. Bon nombre de caractères spéciaux apparaissent chez eux : structure cancériforme par élargissement du thorax, réduction de l'abdomen en une lame plate, profondément modifiée dans son revêtement cuticulaire (plaques sclérifiées), disparition des uropodes, etc., avec réapparition d'une symétrie plus ou moins parfaite. Un large plastron thoracique sépare les périopodes et l'abdomen s'applique contre la paroi sternale. Un exemple très frappant est celui de *Cryptolithodes sitchensis* Brandt (pl. 1, fig. 1, 2), de l'Alaska à la Californie, chez lequel la carapace, étendue en forme de bouclier, recouvre tous les appendices ainsi que l'abdomen replié, et où un vaste rostre, plat et foliacé, cache les yeux et les antennules. La similitude avec certains Brachyoures Parthenopidae du genre *Cryptopodia* H. Milne Edwards (pl. 1, fig. 3, 4) est remarquable.

Un autre Paguroidea, du genre *Lopholithodes* Brandt (= *Echinocerus* White), manifeste une convergence avec les Crabes du genre *Calappa* Weber par le développement de la région branchiale et par l'operculisation des pinces qui protègent les appendices céphaliques. On constate la tendance à acquérir une forme peltastique. Chez *Lopholithodes foraminatus* Stimpson, l'existence de coaptations accusées et la formation d'un canal res-

nous remercions très chaleureusement le Dr Haig de nous avoir signalé deux inexactitudes dans notre manuscrit initial. Nous avons donc modifié notre texte, notamment en ce qui concerne la position taxonomique des Probebeïidae et plus précisément le rattachement des genres *Probeebei* et *Tylaspis* à la famille des Parapaguridae Smith par de Saint-Laurent en 1972.

Source : MNHN, Paris

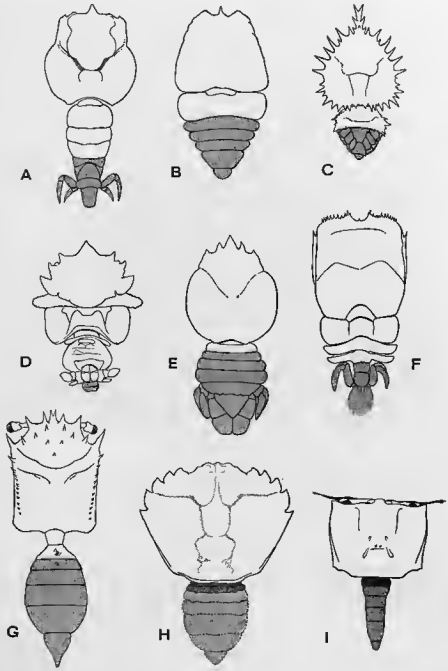


FIG. 1. — Série de carcinisation chez les Décapodes. (La trame indique la partie de l'abdomen normalement rabattue sous le céphalothorax). D'après BOUKADAILE, 1916, fig. 13, un peu modifié. A-D, Anomoures Paguroidea ; E, Anomoure Galatheoidea ; F, Anomoure Hippoidea ; G-I, Brachyoures *sensu lato*.

A, *Tylaspis* Henderson ; B, *Lomis* H. Milne Edwards ; C, *Lithodes* Latreille ; D, *Porcellanopagurus* Filhol ; E, *Porcellana* Lamarck ; F, *Albunea* Weber ; G, *Homola* Leach (♀ juv.) ; H, *Carcinus* Leach (♀) ; I, *Ocypode* Weber (♂).

piratoire rendent la ressemblance encore plus surprenante ; ce *Lopholithodes* serait adapté au même genre de vie que les Calappes, c'est-à-dire vivrait enfoui dans le sable.

Le genre *Lomis* H. Milne Edwards (fig. 1B), Paguroidea de la famille des Lomidae, offre aussi un abdo-

Source : MNHN, Paris

men en grande partie calcifié et pouvant s'appliquer, à l'exception du premier segment, contre la paroi sternale.

Le genre *Birgus* Leach, avec l'espèce bien connue et improprement désignée sous le nom de « Crabe voleur » [*Birgus latro* (Linné)], appartient à la famille des Coenobitidae : la carapace est dure ; l'abdomen ne s'abrite pas dans une coquille ; une grande partie de la surface externe des segments abdominaux est couverte par un large tergum et par de petites plaques subsidiaires. Cette calcification de l'abdomen a été mise en rapport avec la vie sur terre. Les habitudes nutritionnelles auraient entraîné une croissance importante.

Parmi les Anomoures que nous venons d'évoquer, les Lithodidae représentent le stade le plus avancé vers l'organisation brachyoure, surtout en raison de l'application complète de l'abdomen contre le thorax. Mais, par le simple aspect, du moins de la partie antérieure du céphalothorax, *Porcellanopagurus* est le Paguride qui offre le plus un faciès crabe.

D'autres Anomoures manifestent une tendance à la carcinisation. L'exemple le plus connu est celui des Porcellanidae, Galatheoidea dès l'origine symétriques, qui ont acquis un faciès cancériforme, avec leur carapace arrondie, aplatie, et leur abdomen rabattu tout entier contre un large sternum thoracique (fig. 1E).

Rappelons, enfin, le cas des Hippoidea (fig. 1F), Anomoures au corps cylindrique ou ovale, à la carapace parfois nettement marginée, qui vivent dans le sable et possèdent, par convergence, certains traits en commun avec divers Brachyoures fouisseurs.

Le processus de carcinisation, dont nous avons indiqué certaines des caractéristiques principales, conduit enfin à l'organisation brachyoure, c'est-à-dire à un haut degré de condensation et de différenciation. Les Brachyoures se sont adaptés à des modes de vie très variés, dans des habitats multiples. Plusieurs types locomoteurs existent : nageurs, marcheurs, fouisseurs, grimpeurs. Les chélipèdes, les pattes-mâchoires, les pièces buccales peuvent se doter d'une morphologie spéciale, permettant des types variés d'alimentation. La pince acquiert de nouvelles fonctions (signaux chez les *Uca* ; perte de la fonction préhensile chez les Polydectinae, la pince se transforman en un instrument tenant des Actinies : *cf.* Guinot, 1976). Ayant conquis le domaine terrestre (*cf.* Bliss, 1968) et s'étant même (Crabes d'eau douce) complètement soustraits du domaine marin, les Crabes s'adaptent à de nouveaux environnements et s'acclimatent à la vie semi-terrestre ou terrestre par divers stratagèmes physiologiques.

Nous citerons les Mictyridae profondément modifiés morphologiquement par leurs habitudes fouisseuses et alimentaires ; les Gecarcinidae qui, vivant à terre, possèdent des sacs péricardiaux ; l'*Eriocheir*, éloigné pendant des mois de la mer, qui développe un mécanisme particulier de régulation osmotique ; les nombreux Crabes qui creusent des terriers, parfois très profonds dans le sable, la vase ou l'argile ; les formes de la mangrove, par exemple du genre *Sesarma*, dont la région ventrale, de part et d'autre du cadre buccal, présente une réticulation spéciale permettant à l'eau efférente de s'oxygéner immédiatement et d'être canalisée vers l'orifice afférent pour être utilisée à nouveau (*cf.* MacNae, 1968).

Le rôle de la vision devient plus important. Un comportement « social », avec parades sexuelles, signaux visuels et acoustiques, s'installe chez les formes grégaires les plus évoluées (*Uca* : *cf.* Crane, 1975). Des modifications interviennent dans la reproduction, la copulation, le développement des œufs.

Chez les Crabes terrestres, la tendance à une activité exclusivement nocturne est pleinement affirmée. On peut citer le cas des Gecarcinidae, qui sortent la nuit en grandes bandes et dévastent les plantations ; celui de certaines grosses *Sesarma*, qui vivent le jour dans la vase de la mangrove et grimpent la nuit sur les arbres pour en manger les feuilles.

Un certain nombre de Brachyoures se sont émancipés de leur élément originaire, l'eau, sauf à l'époque du frai qui nécessite le retour soit à la mer, soit dans l'eau douce (Potamidae). Par leur résistance à la dessication et leur capacité de mobiliser les principaux ions et l'eau nécessaires, on peut dire que, sur le plan physiologique, les Crabes ont bien « réussi » leur invasion de la terre.

Le nombre élevé des espèces de Brachyoures est un signe du « succès » de l'organisation brachyourienne. Les niveaux d'évolution très divers où ils se trouvent et les types variés d'adaptations que l'on rencontre portent à croire que ce groupe est encore riche en potentiel évolutif.

Source : MNHN, Paris

2. *LE PARALLÉLISME DE LA CARCINISATION DANS DIVERS CLADES DE BRACHYOURES*

L'existence, dans divers clades de Brachyoures, de tendances évolutives parallèles a pour résultat l'émergence de faciès semblables. Cette carcinisation se manifeste, chez des groupes variés et nombreux, par des caractères synapomorphes qui permettent d'apprécier les grades analogues.

Pour atteindre l'organisation brachyourienne décrite précédemment, diverses modifications interviennent : passage d'un front étroit et avancé à un front large et non saillant ; formation de fossettes antennulaires qui, de longitudinales puis obliques, s'abaissent jusqu'à devenir horizontales ; limitation antérieure du cadre buccal qui, d'étroit et allongé, devient largement quadrilatère (brachygnathie) ; disparition de l'aspect subpédiforme des pattes-mâchoires externes, qui s'élargissent et se transforment en de vastes pièces operculiformes ; élargissement du sternum thoracique et réduction de l'écusson antérieur qui, à l'origine, largement implanté entre les mxp3, s'abaisse et s'étale transversalement ; perte progressive de la segmentation primitive sur le sternum thoracique, dans la région médiane (voir le chapitre III) ; formation d'une cavité sterno-abdominale, étroitement coaptée avec l'abdomen, et d'un appareil d'accrochage de l'abdomen (voir le chapitre IV) ; soudure des segments abdominaux ; sur le chélipède, fusion de l'ischio-basis avec le mérus ; migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal (voir le chapitre VI) ; développement, chez la femelle, d'une vaste cavité incubatrice (voir le chapitre IV).

Si l'on considère les Brachyoures *sensu lato*, il faut relever que, seuls, les « vrais » Crabes (sternitrèmes) ont des orifices femelles sternaux, c'est-à-dire des spermathèques dépendant directement de l'oviducte ; les Dromiacés, les Homolidae et quelques autres groupes possèdent des orifices femelles coxaux et des spermathèques indépendantes (voir le chapitre V).

La comparaison des divers clades de Brachyoures montre que ces novations apparaissent, en tout ou en partie, chez les genres les plus avancés. L'étude de diverses morphoclines, dont l'une est figurée ci-après, en donne de bons exemples.

Nous insisterons ici sur un point : la migration de l'orifice mâle sur le plastron sternal, avec tous les intermédiaires, caractérise la disposition *catométope*, par opposition à la disposition *cyclométope* où l'orifice est encore coxal. Ce transfert de l'orifice en une position de plus en plus sternale, lié à l'élargissement du corps et du plastron sternal, se produit indépendamment dans diverses familles de Catométopes *sensu* H. Milne Edwards (*cf.* Guinot, 1969*a*).

Mais un processus similaire existe dans un autre groupe de Crabes, très éloigné, les Oxystomata (*sensu* Balss). L'orifice mâle est coxal chez tous (Calappidae, etc.), sauf chez certains Leucosiidae considérés comme les plus évolués des Oxystomata. Chez les Leucosiidae, l'orifice mâle, coxal chez les formes les moins avancées, devient sternal, avec diverses transitions que nous étudierons et illustrerons dans un prochain chapitre (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

3. *LA CARCINISATION À L'INTÉRIEUR DES LIGNÉES BRACHYOURIENNES*

Les transformations associées que nous venons de décrire se manifestent chez des taxons appartenant à un même clade. C'est la carcinisation au sens strict. Elle peut être mise en évidence par l'établissement de morphoclines. Citons à titre d'exemple l'évolution des genres à l'intérieur de la famille des Belliidae : à partir de formes relativement longues et étroites, représentées par *Bellia* H. Milne Edwards et *Corystoides* Lucas, conduisant à la forme arrondie d'*Acanthocyclus* Lucas, on aboutit à l'aspect trapu d'*Heterozius* A. Milne Edwards (*cf.* Guinot, 1976, p. 15-60, notamment fig. 2A-D).

Source : MNHN, Paris

Chez les Crabes nageurs, le raccourcissement du corps et son étalement transversal, avec prolongement par une longue épine, est tout à fait remarquable. Pour la nage latérale, tout raccourcissement antéro-postérieur représente un avantage dynamique. C'est ainsi que certains grands nageurs, comme *Portunus pelagicus* (Linné), *P. sanguinolentus* (Herbst), *Lupella forceps* (Fabricius), de nombreuses espèces du genre *Callinectes* Rathbun, montrent un raccourcissement du corps accompagné d'une élongation transversale. En quelque sorte, ces formes acquièrent une double symétrie, la symétrie bilatérale originaire se doublant d'une symétrie qui lui est perpendiculaire et correspond à l'axe de la locomotion (*cf.* fig. 2). Schäfer (1954) et Hartnoll (1971) ont bien montré le passage entre les nageurs à corps étroit et ceux à corps presque pisciforme (lorsqu'on les regarde dans le sens latéral). Corrélativement, surtout chez les formes nageant longuement en eau profonde, l'épaisseur du test diminue, la calcification s'atténue, l'ornementation s'efface ; en bref, le corps devient plus *léger* : par exemple chez *Euphylax dovii* Stimpson, *Portunus sayi* (Gibbes) et, aussi, chez *Polybius henslowi* Leach qui nage activement à la surface ou entre deux eaux (*cf.* Bouvier, 1940, p. 244-245).

Nous renvoyons à Hartnoll (1971), qui a indiqué les nombreuses adaptations morphologiques qui se sont développées pour parfaire les techniques natatoires : modifications des pattes ambulatoires, notamment de p5 (dont la partie terminale se transforme en palette natatoire), mais aussi des chélipèdes qui, souvent, augmentent de taille ; mobilité accrue de certaines articulations ; rotation de l'articulation coxo-sternale ; accroissement des muscles et, corrélativement, modifications des surfaces d'insertion dans le squelette apodémien et endophragmal.

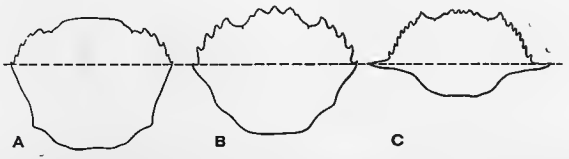


Fig. 2. — Élargissement de la carapace et réduction de la partie postérieure chez les Portunidae, jusqu'au stade nageur à épines latérales très développées. D'après Hartnoll, 1971, fig. 7. A, *Macropipus arcuatus* (0,55) ; B, *Macropipus holsatus* (0,82) ; C, *Portunus hastatus* (1,56).

Le nombre entre parenthèses indique le rapport longueur de la moitié antérieure de la carapace/longueur de la moitié postérieure de la carapace.

Les Crabes dotés de grands boucliers céphalothoraciques et, de ce fait, très lents, ne doivent pas être considérés comme les plus « carcinisés » : il peut s'agir seulement d'une extension marginale de la carapace, indépendante du processus de carcinisation (*cf.* Guinot, 1966-1967, p. 745-762, 828-845, la discussion à propos du genre *Aethra* Leach). Par exemple, les Calappes ont une carapace clypéiforme mais un plastron sternal (pl. 14, fig. 1, 2) relativement étroit. L'élargissement n'a porté ni sur le sternum thoracique ni sur le système endophragmal (pl. 14, fig. 3) ; les sutures thoraciques sont presque continues. Ce sont là des caractéristiques plésiomorphes et, pour nous, le genre *Calappa* Fabricius, en dépit de sa carapace cancériforme très étendue, est un Crabe primitif à un stade évolutif beaucoup moins avancé que les Leucosiidae. Ces derniers possèdent un céphalothorax, arrondi et rétréci antérieurement, avec une région faciale très petite (d'où le nom de Brachyures microcéphalés que A. Milne Edwards, 1861, a donné aux Leucosiens).

II. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE CARCINOLOGIQUE

Dans divers travaux antérieurs sur les Brachyoures, notre but principal a été la reconstitution et la délimitation précise de groupements naturels, c'est-à-dire, autant que possible, monophylétiques. C'est surtout le recours à des comparaisons entre les structures relativement peu soumises aux influences

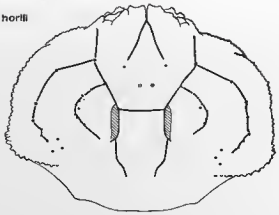
Source : MNHN, Paris

Fig. 3. — Représentation schématique de la carapace des Trichiinae. La disposition des dessins illustre la filiation supposée des diverses formes. La figuration des sillons et des ponctuations de la face dorsale a été simplifiée. On distingue les deux fossettes gastriques médianes. En grisé, l'insertion sur la carapace du muscle *attractor epimeralis* que suit le sillon branchiogastrique au sommet de la région gastrique.

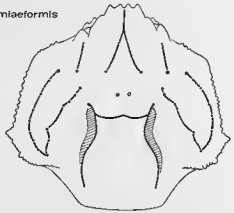
Page de gauche. — La lignée du genre *Trichia* de Haan ; ci-dessous, l'espèce fossile † *Palaeotrichia multispinata* (Noetling) qui serait l'ancêtre dont dérive la série représentée sur la colonne, de bas en haut, à droite : *Trichia sakaii* → *T. imajimai* → *T. dromiaeformis* → *T. horii*.

Page de droite. — Les espèces des genres *Banareia* A. Milne Edwards et *Calvactaea* Ward. Ces Crabes semblent être issus des formes supérieures de la série précédente. Les rapports de filiation ne sont pas aussi clairs que chez les *Trichia*. Il s'agit probablement d'une évolution buissonnante.

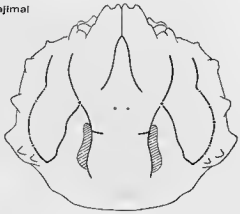
T. horii



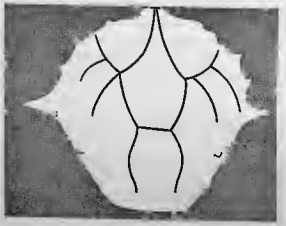
T. dromiaeformis



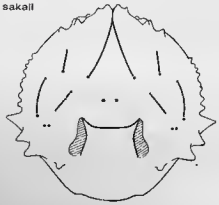
T. imajimai



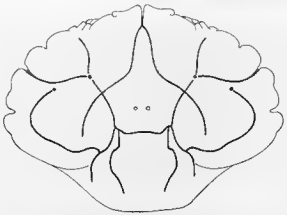
† Palaeotrichia multispinata



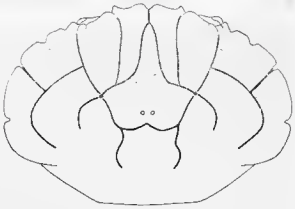
Trichia sakaii



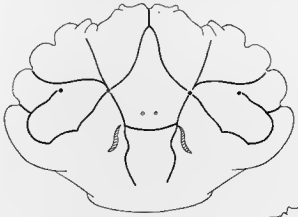
Source : MNHN, Paris



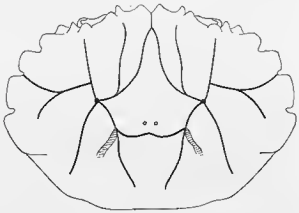
B. subglobosa



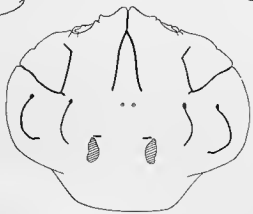
B. nobilii



B. australis

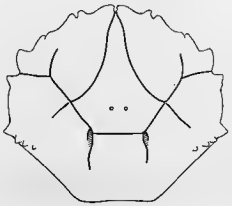


B. armata

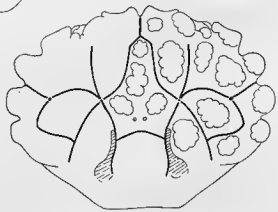


Calvactaea tumida

Banarela (cf.) viliosa



Banarela palmeri



Source : MNHN, Paris

du milieu (par exemple les pléopodes sexuels mâles) qui nous a permis de déceler les affinités. Les ensembles constitués au prime abord d'une manière provisoire ont été ensuite étudiés en prenant en considération divers caractères n'étant pas en corrélation étroite. Cette analyse a mis en évidence des discontinuités cladiques. La confirmation de l'unité phylogénétique est venue alors de la possibilité de disposer toutes les formes d'un groupe naturel en plusieurs séries de transformation de caractères homologues qui, par leur concordance, montraient la réalité de la lignée. Une telle étude des morphoclines a fait apparaître des discontinuités de grade, dont l'utilité pour la systématique nous a paru indéniable. La comparaison entre les morphoclines a permis de décider du sens évolutif des clades et, quand il s'agissait de lignées différentes, d'apprécier les analogies du niveau anagénétique. Dans la suite de ce chapitre, nous illustrerons notre méthode par un exemple typique, celui de l'établissement de la lignée des Trichiinae par concordance des morphoclines.

Les Trichiinae de Haan (= Zalasiinae Rathbun), Crabes assez peu connus, étaient jusqu'à présent rattachés à des genres séparés dans les unités taxonomiques très différentes (*cf.* Guinot, 1976).

Lors de la description de la première *Trichia* en 1841, de Haan instaura une famille spéciale, les Trichidea. Les carcinologistes ne surent pas à quoi la rattacher et subordonnèrent ce groupe à des taxons variés. Par ailleurs, les divers membres le composant n'étaient pas rassemblés et se trouvaient classés loin les uns des autres.

Alertée par la similitude des pléopodes sexuels mâles, nous avons rapproché les genres *Trichia* de Haan, *Banareia* A. Milne Edwards et *Calvactaea* Ward. Une forme fossile, du Nummulitique d'Allemagne du Nord, attribuée de façon erronée au genre † *Psammocarcinus* A. Milne Edwards, nous a paru offrir de grandes similitudes avec *Trichia sakaii* (Balss) (*cf.* fig. 3). En établissant diverses morphoclines des espèces de ce groupe, nous avons trouvé que la forme fossile était probablement une espèce ancestrale du genre *Trichia* et nous l'avons donc rebaptisée † *Palaeotrichia*. Disposant ainsi d'une espèce avec quelques caractères certainement plésiomorphes, nous avons pu faire appel au critère d'antériorité paléontologique pour orienter la morphocline représentant les aspects de la carapace. Un parfait accord est obtenu avec l'orientation de la morphocline suivant le processus de carcinisation.

La figure 3 (page de gauche) représente la série des *Trichia* disposées selon divers traits du céphalothorax. On voit que † *Palaeotrichia* correspond le mieux à *Trichia sakaii*. Le schéma généalogique (fig. 4) montre d'une manière simplifiée que, d'après notre morphocline, † *Palaeotrichia* est soit l'ancêtre, soit un dérivé de cet ancêtre, dont sont issues toutes les *Trichia*.

La figure 3 rend bien compte du processus de carcinisation : la carapace, étroite et ovalaire, s'élargit progressivement. Une tendance, rencontrée dans d'autres lignées, se manifeste : l'avortement de certaines différenciations du bord antéro-latéral qui, de spinuleux, devient tuberculé puis lisse et tend à se prolonger sur la région branchiale de la face dorsale. Le front, d'étroit et sans doute tridenté, devient large et bilobé. Au cours du processus d'élargissement, les principales limites sillonnant la face dorsale sont conservées et ne subissent qu'une légère « déformation » sous l'effet du changement des proportions du corps.

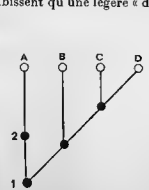


Fig. 4. — † *Palaeotrichia* est soit 1, c'est-à-dire l'ancêtre de tout le genre *Trichia*, soit 2, c'est-à-dire l'ancêtre de A (*Trichia sakaii*). Ce schéma généalogique est simplifié car on ne connaît pas toutes les formes fossiles intermédiaires.
A, *Trichia sakaii*, B, *Trichia imajimai*, C, *Trichia dromiaeformis*, D, *Trichia horii* ; ●, *espèce fossile*.

Source : MNHN, Paris

De la *Trichia* la plus carcinisée, *T. horiii* (Miyake), sont proches les nombreuses espèces du genre *Banareia* A. Milne Edwards ainsi que le genre *Calvactaea* Ward (fig. 3, page de droite). Dans le genre *Banareia* s'est produit un foisonnement d'espèces, et cela après un hiatus qui, malgré la similitude des traits fondamentaux, sépare ce genre des *Trichia*.

L'homogénéité des Trichiinae est attestée en premier lieu par les pléopodes sexuels mâles 1 et 2. Outre la similitude de l'aspect général des pl1 ♂, on constate une particularité curieuse (fig. 34) : l'appendice sexuel laisse dépasser hors de la cavité sterno-abdominale son extrémité distale, amincie, ornementée et terminée par l'orifice séminal. L'apex du pl1, ainsi à découvert, est toutefois logé dans une rainure creusée dans la paroi sternale (fig. 35) et, en outre, se trouve recouvert par l'épaisse pilosité qui couvre tout le corps. La tendance des pléopodes sexuels de la première paire à sortir de leur abri, protégé par l'abdomen, est assez rare (voir la fin du chapitre concernant la cavité sterno-abdominale).

Le sternum thoracique offre le même plan fondamental chez tous les Trichiinae. Une morphocline a pu être établie en utilisant le degré d'élargissement du plastron à l'intérieur du genre *Trichia*, puis à l'intérieur du genre *Banareia*. L'orientation de cette morphocline est conforme à la précédente. En passant du genre *Trichia* aux *Banareia* les plus avancées, on observe la réduction de l'écusson sternal : d'abord largement implanté entre les maxillipèdes, il se tasse et s'intègre au reste du plastron sternal. Nous avons constaté que le genre *Calvactaea*, à plastron étroit et allongé, s'était sans doute détaché du tronc commun plus tôt que les *Banareia*.

Les morphoclines établies d'après les caractères du cadre buccal et la disposition antennulaire s'orientent avec la même polarité que les morphoclines précédentes. Il ressort que le genre *Trichia* possédait initialement un cadre buccal étroit et allongé, des maxillipèdes subchéliformes et des antennules repliées presque longitudinalement, même chez les espèces très élargies. Dans les genres *Banareia* et *Calvactaea*, le cadre buccal s'est raccourci, la brachygnathie s'est installée, les maxillipèdes sont xanthiformes et les antennules prennent une disposition plus proche de l'horizontale.

Évidemment, certaines de ces transformations anagénétiques sont en corrélation. Par exemple, la disposition des fossettes antennulaires dépend de la forme du front. Lorsque, chez les Trichiinae, le front est étroit et projeté en avant (ce que l'on regarde généralement chez les Crabes comme un caractère plésiomorphe), les antennules n'ont qu'un habitacle vertical ou oblique. Lorsque le front s'abaisse et s'élargit, des fossettes peuvent se creuser et s'étaler transversalement.

Si l'unité phylogénétique du groupe des Trichiinae ne fait pas, pour nous, de doute, il en va tout autrement pour la subdivision de cet ensemble. Nous avons gardé la distinction traditionnelle des genres, et cela pour la commodité du diagnostic systématique, sans pouvoir affirmer qu'il s'agit de deux branches séparées dès l'ancêtre commun. Toutefois, il nous paraît parfaitement licite de supposer que la distinction systématique correspond à une bifurcation, les *Trichia* étant la branche conservative et les *Banareia* représentant la diversification anagénétique. L'existence de discontinuités dans le développement d'une branche pose un problème de nomenclature, notamment en ce qui concerne l'espèce la plus proche de l'ancêtre supposé.

Un autre problème de systématique est soulevé par l'espèce *Actaea palmeri* Rathbun en laquelle nous avons reconnu un Trichiinae [1]. Dans quel genre doit-on la placer ? Par ses caractères, elle se trouve à la charnière des *Trichia* et des *Banareia* et, en même temps, comporte quelques originalités morphologiques. Instituer un nouveau genre pour cette seule espèce ? Nous y avons renoncé, car séparer cette espèce — il est vrai la seule qui ait une distribution atlantique (les autres sont indo-pacifiques) — aurait entraîné, par souci de cohérence, la création de sous-groupes dans le genre *Banareia*.

Le faciès des Trichiinae est, dans l'ensemble, rendu semblable par un dense revêtement qui couvre la carapace et les pattes. L'existence de coaptations (péréiopodes coaptés avec le bouclier céphalothoracique, appendices coaptés entre eux, pattes-mâchoires étroitement operculiformes) fait que

1. En employant les noms latins des taxons supérieurs pour désigner soit un taxon, soit un spécimen qui lui appartient, nous avons pris l'habitude de ne pas tenir compte, en ce qui concerne l'article, du pluriel formel du substantif. Par exemple, nous écrivons un Xanthidae, un Oxyrhyncha, ce qui sous-entend taxon ou spécimen appartenant aux Xanthidae, aux Oxyrhyncha.

Source : MNHN, Paris

le Crabe ne montre aucune saillie (à l'exception de l'extrémité de quelques tubercules ou des nodules en forme de framboise chez *palmeri*) : la limite entre la carapace et les appendices disparaît sous l'épaisse fourrure.

Un autre trait commun à tous les Trichiinae est la forme des doigts des pinces, en lames de ciseaux (cultriformes).

Ces dernières caractéristiques sont sans doute liées au mode de vie. On connaît mal celui des *Trichia*, mais on sait que toutes les *Banareia* et le genre *Calvactaea* (monospécifique) sont commensaux des récifs coralliens, des Cnidaires, plus particulièrement des Alcyonaires. Certaines espèces de *Banareia* ont été trouvées associées à des Éponges. Il est probable que les *Trichia*, beaucoup moins connues, aient les mêmes habitudes de commensalisme que les *Banareia*. Toutefois, certaines, tout au moins, vivent à plus grande profondeur (jusqu'à 200 m environ) et sont souvent capturées par dragage.

Il n'est pas aisé de préciser la place des Trichiinae parmi les autres Brachyoures. C'est en nous fondant sur leurs caractères apomorphes que nous les rattachons aux Xanthidae (*sensu* Balss, 1957).

Source : MNHN, Paris

Chapitre II

LA CARAPACE, STRUCTURE TRADITIONNELLEMENT UTILISÉE DANS LA SYSTÉMATIQUE CARCINOLOGIQUE

La carapace décapodienne est un bouclier dorsal de protection qui serait surajouté à la structure segmentaire. Les relations entre la carapace et la métamérie primitive ne sont pas encore éclaircies. Aujourd'hui, prévaut l'opinion que la carapace est d'origine céphalique.

Pour H. Milne Edwards (1834 ; 1851), la carapace ne provient pas des pièces tergales (= tergites) des segments du corps qu'elle recouvre mais se serait développée, comme une excroissance, à partir des pièces tergales soudées et des épimères des segments antennaire et (ou) mandibulaire. La partie située en avant du sillon cervical serait d'origine antennaire, la partie en arrière serait d'origine mandibulaire.

« La carapace, lors même qu'elle recouvre la totalité du thorax aussi bien que toute la portion céphalique du corps, doit être considérée comme une dépendance de la tête dont une portion du squelette s'est développée d'une manière excessive, et a chevauché en avant et en arrière sur les parties voisines ; j'ai établi aussi qu'elle appartenait au système des pièces tergales, et que celles-ci n'étaient fournies ni par les anneaux ophthalmique ou antennulaire, ni par les zoonites céphaliques postérieurs. Il me paraissait probable qu'elle dépendait de l'anneau antennaire ou de l'anneau mandibulaire, c'est-à-dire du troisième ou du quatrième anneau de la tête, mais qu'elle ne procédait que d'un seul de ces zoonites » (H. Milne Edwards, 1851, p. 13).

D'après cette conception, sur la partie latéro-ventale de la carapace se situerait la *ligne de suture épimérale* qui, comme son nom l'indique déjà, représenterait la limite entre les pièces tergales et les épimères.

Les figures 5A et 5B montrent l'interprétation de H. Milne Edwards relative à la composition élémentaire du somite crustacéen, à l'origine céphalique de la carapace, à la disparition des tergites thoraciques et à la formation des parois de la cavité branchiale.

Pour Huxley (1877 ; 1881), ce serait tous les tergites et pleurons (= épimères de H. Milne Edwards) du céphalothorax, à l'exception des segments oculaire et antennulaire, qui participeraient à l'élaboration de la carapace (*cf.* fig. 5D).

Balss (1940) voit dans la carapace une *duplicature* dermique, provenant de la tête, considérant que la structure de la carapace est indépendante de la métamérie primitive, Balss évite la nomenclature fondée sur celle-ci : il utilise le terme de *notum* à la place de tergum et de *pleures* à la place d'épimères (*cf.* fig. 5C). D'après l'auteur allemand, la « ligne de suture épimérale » de H. Milne Edwards ne représente pas la trace anatomique d'un processus de soudure mais doit être interprétée comme une acquisition morphologique nouvelle due aux exigences de la mue. Balss la nomme « Pleuralnaht » (*suture pleurale*), ce qui correspond en effet à l'abandon du terme épimère pour cette partie de la carapace mais étonne un peu à cause du maintien du terme suture (Naht) pour une ligne de déhiscence, d'exuviation.

En acceptant strictement l'hypothèse de Balss, nous concevons que la structure de la carapace, notamment la présence des sillons, ne puisse avoir une valeur taxonomique égale à celle du sternum thoracique. Ce dernier conserve toujours, à un degré plus ou moins grand, les traces de la métamérie primitive (voir le chapitre III sur le sternum thoracique) et, pour ces raisons théoriques, on peut déjà s'attendre à ce que le plastron sternal brachyourien soit plus significatif pour la recherche des liens phylogénétiques.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

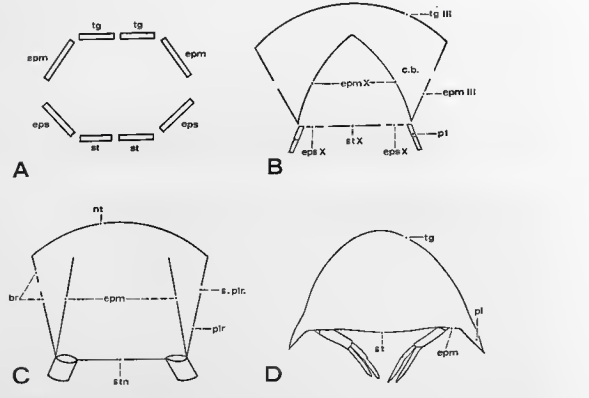


Fig. 5 A-D. — Les éléments du somite crustacéen selon diverses interprétations. A, « Figure théorique de la composition élémentaire d'un anneau du squelette tégumentaire ». D'après H. Milne Edwards, 1837, pl. 1, fig. 3 (seules les abréviations sont un peu modifiées).

tg, tg : « les deux pièces tergales ou pièces médianes du segment dorsal » ; epm, epm : « les deux pièces épimériennes ou pièces latérales du même segment » ; st, st : « les deux pièces sternales ou pièces médianes du segment ventral » ; eps, eps : « les deux pièces épisternales, ou pièces latérales du segment ventral ».

B, Coupe schématique du corps d'un Brachyoure au niveau du dixième segment (à savoir des chélipèdes). D'après l'interprétation de H. Milne Edwards, 1834, et modifié par Balss, 1940, fig. 9.

c.b., chambre branchiale ; epm III, épimère du somite antennaire (c'est-à-dire de la carapace) ; epm X, épimère du sternite X ; eps X, épisternite du somite X ; pl, premier péréiopode ; st X, sternite du somite X ; tg III, tergite du somite antennaire (c'est-à-dire de la carapace).

C, Coupe à travers le corps d'un Crabe. D'après Balss, 1940, fig. 30.

br, branchiostégite ; epm, les deux parois épimériennes ; nt, notum ; plr, pleure ; s.plr., suture pleurale ; stn, sternum.

D, Coupe schématique au niveau du cinquième segment abdominal de l'Écrevisse. D'après Huxley, 1881, repris par Balss, 1940, fig. 11.

epm, épimère ; pl, pleure (feuillets interne et externe) ; st, sternite ; tg, tergite.

Secretan (1964 ; 1966 ; 1972 ; et communication personnelle), suit Balss quant à l'origine céphalique antérieure de l'expansion tégumentaire insegmentée constituant la carapace. Mais, d'après cet auteur, la carapace ne recouvre jamais les pleurites (portions originairement latérales du corps de chaque segment) du corps segmenté. Au niveau thoracique, la carapace en est séparée par la chambre branchiale. Au niveau céphalique, et au cours du processus de céphalisation, la carapace en se substituant à la région latérale du corps aurait réduit ou repoussé ces pleurites, qui glisseraient en position ventrale. La résorption des endopleurites (invaginations lamelleuses séparant les pleurites entre eux) découlerait de ce retrait. Les traces de ce glissement et de cette résorption subsisteraient sous forme de sillons qui témoigneraient ainsi, indirectement, de la métamérie du corps de l'animal. Le branchiostégite (ou branchiostège) est la partie de la carapace recouvrant la chambre branchiale au niveau thoracique. D'après Secretan, l'*épimère* serait le tégument membraneux, non segmenté, qui double intérieurement le volet branchiostégal ; quand il redescend le long de la paroi latérale du corps, l'épimère se transformerait en *pleurites* calcifiés (= épimérites), la carapace recouvrant, elle, la partie dorsale.

Source : MNHN, Paris

I. FORME GÉNÉRALE DE LA CARAPACE

La forme et l'aspect de la carapace déterminent le faciès et s'imposent d'emblée à l'observateur. Il n'est donc pas étonnant que les naturalistes, dans leur recherche de la définition des archétypes, aient choisi en premier lieu les particularités de cette partie du corps, la plus apparente, solide et, à première vue, suffisamment diversifiée pour permettre de bâtir un système de classification.

Après avoir réussi à classer les plantes dans un système « naturel », LINNÉ porta ses efforts vers le règne animal et tenta une classification de tous les êtres vivants.

Dans le vaste genre *Cancer* (inclus dans les *Insecta Aptera*), LINNÉ distingue plusieurs types de *Brachyuri* d'après l'aspect de leur carapace : « *thorace laevi lateribus integerrimo* », « *thorace lateribus inciso* », « *thorace supra hirto aut spinoso* », « *thorace supra spinoso* », et « *thorace inaequali* » (*Systema Naturae*, 10e édit., 1758). Selon le principe de la nomenclature binominale, chaque espèce reçoit un nom générique traditionnel auquel s'ajoute une spécification simplifiée, en un seul terme, qui évoque le plus souvent l'un de ses traits les plus marquants. Les diagnoses linéennes se fondent en tout premier lieu sur la forme du corps et des pattes. En prenant pour guide non pas certaines propriétés internes (par exemple l'absence de sang rouge) ou le mode de vie, comme l'avait fait ARISTOTE, mais la forme externe, LINNÉ ne range plus les Crustacés parmi les Mollusques. Cette réforme apparaît utile puisqu'elle place les Crustacés près des autres animaux Articulés, mais elle a, finalement, le défaut de confondre Crustacés, Araignées et une partie des Insectes.

Toutes les classifications modernes des Brachyoures tiennent compte de l'aspect de la carapace, aussi bien pour la définition des taxons principaux que pour la différenciation des niveaux inférieurs. La classification d'ORTMANN (1896) et celle d'ALCOCK (1895-1900), l'une des plus classiques, ainsi que celle de BORRADAILE (1907) dont se sont inspirés beaucoup de carcinologistes ultérieurs, font toujours appel, et souvent au premier rang, à la forme de la carapace : plus ou moins étroite et triangulaire dans la tribu des Oxyrhyncha, plus large que longue (presque sans exception) dans la tribu des Cyclometopa, transverse et plus ou moins quadrilatère dans la tribu des Catometopa, etc. La distinction plus fine, en sous-familles, alliances, genres et espèces, se fait souvent d'après une évaluation plus serrée de ce même caractère.

La classification de BALSS (1957), la plus suivie aujourd'hui, indique comme critère principal pour *Brachyura* (p. 1599) : « Carapax stets mit Seitenkanten, meist verkürst und verbreitert... », et utilise la carapace pour de nombreuses divisions. Citons par exemple la séparation des Oxystomata en quatre familles (déjà proposée par BORRADAILE en 1907), selon que le corps a un habitus de Crabe ou un aspect plus ou moins atypique. La « tribu » des Brachygnatha de BALSS comporte deux superfamilles : les Oxyrhyncha, à partie antérieure du corps étroite ; les Brachyrhyncha, à partie antérieure large. La distinction en familles tient compte, dans une large mesure, des proportions de la carapace, de la courbure du bord antéro-latéral, de la convexité de la face dorsale, de la taille et de l'avancée du front.

L'appréciation presque intuitive du faciès tend à faire place à une analyse plus objective, notamment par la biométrie, de paramètres bien définis. On mesure ainsi le rapport largeur/longueur du céphalothorax. Si cet indice peut être en effet précieux pour la discrimination spécifique, il doit être utilisé avec prudence dans les taxons plus élevés : dans un même genre, par exemple, des espèces voisines peuvent avoir des épines latérales développées ou non (cas du genre *Portunus* Weber), des expansions clypéiformes plus ou moins vastes (cas du genre *Calappa* Weber) ; le front peut s'avancer jusqu'à former de longues pointes ou être seulement largement bilobé (cas du genre *Harrovia* Adams et White).

STEPHENSON (1966) s'est livré à une analyse morphométrique de plusieurs espèces de Crabes nageurs du genre *Portunus* : dans le « complexe » *P. zantusii*, la technique biométrique fait apparaître « three intergrading forms linked by clines », méritant le statut de sous-espèces.

Certains carcinologistes, comme GARTH pour les Oxyrhyncha de la côte pacifique américaine (1958), tout en mesurant la carapace dans sa plus grande largeur, c'est-à-dire généralement dans la

Source : MNHN, Paris

région branchiale, excluent de la mesure les épines latérales et, par ailleurs, dans certains cas mesurent également la largeur au niveau de la région hépatique. Selon l'auteur cité, la longueur de la carapace doit être mesurée du bord postérieur jusqu'à l'extrémité du rostre ou jusqu'à la ligne qui unit les deux pointes rostrales ; toutefois, la longueur du rostre seul est indiquée à part, en même temps que sa largeur. Il est certain que les mesures du céphalothorax devraient comporter au moins toutes les précisions exigées par GARTH (*loc. cit.*, p. 27, fig. p. 28). Il faudrait aussi qu'une mesure de l'épaisseur du corps précise la convexité de la carapace, ce qui permettrait de distinguer les formes globuleuses des formes aplaties. En outre, il serait désirable d'exprimer les résultats des mesures sous forme d'indices, c'est-à-dire de rapports judicieusement définis (MAYR, 1969, p. 171 ; WERNER, 1969).

Évidemment, étant donné le mode de croissance discontinue des Crabes, les indices varient avec la taille pour une même espèce ; ils changent après la mue de puberté. Ce stade imaginal peut être atteint à des tailles diverses par les individus d'une même population et l'on observe souvent que les proportions du corps varient avec ses dimensions (allométrie de taille). Puisqu'il existe des juvéniles et des adultes de grande taille par exemple, il faut connaître les *indices extrêmes*. Dans la notation des mensurations, il serait utile d'indiquer, dans la mesure du possible, si l'on a affaire à un Crabe prépubéral ou postpubéral.

Un genre connu peut être caractérisé par la présence constante, chez toutes les espèces qu'on lui a attribuées, d'épines latérales très allongées, donc par une grande largeur. On découvre alors une espèce nouvelle, avec des dents courtes, voire absentes, qui possédera tous les autres traits génériques. Ainsi, une diagnose générique, résultant d'une synthèse d'après le matériel connu à un moment donné, d'un arrangement approprié, doit être considérée comme provisoire et susceptible d'un remaniement qui la mettra en accord avec les découvertes nouvelles.

La forme générale du Crabe demeure un caractère taxonomique qui oriente l'étude des parentés (voir le chapitre I, Carcinisation).

Toutefois, en dépit de l'optimisme de la plupart des carcinologistes et malgré une stabilité manifeste de certaines caractéristiques, nous pensons que la carapace ne peut être utilisée, à elle seule, comme critère décisif de classification. La forme de la carapace peut subir des variations considérables dans la microévolution. Il semblerait que la partie du corps la plus sujette à variations soit la face dorsale, probablement du fait qu'elle ne porte pas, comme la face sternale, l'implantation des lames du système endophragmal ou endosternites (voir le chapitre III sur le sternum thoracique et le chapitre VIII sur le système endophragmal).

Voici quelques exemples qui illustrent les dangers d'un diagnostic taxonomique fondé presque exclusivement sur l'aspect général du corps et, de ce fait, faussé.

Citons d'abord le cas du genre *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas, endémique de Nouvelle-Zélande avec une seule espèce, *E. australis* H. Milne Edwards et Lucas, Crabe au test très coloré, aux pattes cristiformes rouges et aux pinces pourpres. On l'a attribué tantôt aux Oxyrhyncha et plus précisément aux Parthenopidae, en raison de la forme tout à fait cryptopodienne de sa carapace, et, entre autres caractères, de l'absence d'épines rostrales (DANA, 1852*c*, p. 141 ; MIERS, 1876*b*, p. 12 ; FILHOL, 1885*a*, p. 8 ; BENNETT, 1964, p. 63) ; tantôt aux Brachyrhyncha, à savoir aux Cancridae, eu égard à la conformation de la région antenno-orbitaire (MIERS, 1879*d*, p. 669 ; FLIPSE, 1930, p. 19). BALSS (1957, p. 1630, 1631), qui fait état de ses hésitations, laisse avec doute *Eurynolambrus* parmi les Parthenopidae. Nous avons étudié (*cf.* GUINOT, 1966-1967, p. 840) les spécimens types de cette magnifique espèce, conservés dans la collection sèche du Muséum à Paris. En effet, la carapace (pl. 1, fig. 5), singulière, subtriangulaire, avec les régions branchiales étalées latéralement, offre un faciès de Parthenopidae [*cf.* pl. 1, fig. 3, 4 : *Cryptopodia fornicata* (Fabricius)]. D'après nos recherches, les caractères essentiels font sans aucun doute d'*Eurynolambrus* un Oxyrhyncha : mais c'est un Majidae, et non un Parthenopidae comme on le croyait. Un examen des appendices sexuels mâles nous renseigne immédiatement : le pl1, par sa forme générale et par son apex (fig. 70C, C1, C2), est typique d'un Majidae, le pl2 (fig. 70D, D1), très court, n'est pas celui d'un Parthenopidae. L'article basal antennaire, très développé, dont la partie proximale s'étale autour de l'article urinaire et se fusionne avec l'épistome (l'article urinaire apparaît comme « noyé » au sein d'une vaste pièce) et dont le sommet se réunit au front

Source : MNHN, Paris

(*cf.* Griffin, 1966, fig. 8), les antennules repliées longitudinalement, d'autres traits encore doivent faire attribuer le genre aux Majidae, plus spécialement aux Pisinae. Ce remaniement taxonomique explique les observations de Krefft (1952), que nous ne connaissions pas à l'époque de notre travail et qui se rapportent à deux stades juvéniles connus d'*Eurynolambrus australis*, de 4 et 5,6 mm. La morphologie des jeunes Crabes est celle d'un Majidae typique, à carapace étroite et piriforme, à rostre bifide, à yeux allongés, à face dorsale ornée de soies en crochet (pl. 1, fig. 6a, 6b). Ces soies en crochet ont tendance à disparaître chez l'adulte qui perd la faculté de se camoufler, en usage chez un grand nombre de Majidae. Le développement de soies en hameçon sur les téguments et, corrélativement, la persistance de l'instinct de déguisement, s'observent chez les jeunes *Eurynolambrus* dont le céphalothorax est de faibles dimensions. Un tel comportement n'existe plus chez l'adulte, qui se protège par un autre moyen, grâce au développement d'un vaste bouclier, au test sans doute épaissi. Il est intéressant d'assister chez un même animal à la succession, au cours du passage des stades juvéniles à la vie adulte, de deux systèmes de protection différents. En outre, le cas du genre *Eurynolambrus* est instructif car il nous montre que certaines caractéristiques morphologiques des stades juvéniles sont plus représentatives de la position taxonomique que leur aspect final chez l'adulte.

Se fiant plus à l'apparence du Crabe qu'à d'autres caractères, les carcinologistes ont complètement faussé le diagnostic taxonomique du genre américain monospécifique *Pliosoma* Stimpson. Tous les auteurs s'accordent à le rattacher aux Corystidae, plus précisément aux Atelecyclinae (Rathbun, 1930, p. 169, pl. 74 ; Crane, 1937, p. 48, 69 ; Bouvier, 1942, p. 11, 12, 20, 40, fig. 10 ; Balss, 1957, p. 1635). Nous avons examiné trois syntypes de *Pliosoma parvifrons* Stimpson, déposés au British Museum et provenant du Cap Saint-Lucas en Basse-Californie. La carapace (pl. 1, fig. 7) offre seulement quelques similitudes superficielles avec certains Crabes de la série atélécyclienne ; en revanche, les autres caractères, notamment le plastron sternal mâle (fig. 70A, A′ et pl. 1, fig. 8) et le premier pléopode sexuel mâle (fig. 70B, B1, B2), indiquent nettement l'appartenance à une catégorie très éloignée, à savoir aux Oxyrhyncha, sans doute aux Pisinae. Malgré le pressentiment que *Pliosoma* n'était pas bien à sa place parmi les Corystoidea, Bouvier (*loc. cit.*, p. 40, 41) s'est servi de ce genre en particulier pour concevoir une origine commune, très ancienne, des Oxyrhynques et des Corystiens. Nous avons déjà fait état du remaniement concernant *Pliosoma* en 1966 (Guinot, 1966-1967, p. 840, note).

En revanche, le genre *Podocatactes* Ortmann, connu par une seule espèce endémique du Japon, *P. hamifer* Ortmann, que Bouvier (1942, p. 40) place au même rang que *Pliosoma*, appartient franchement aux Corystoidea (*sensu* Bouvier). La morphologie antenno-orbitaire et celle des mxp3, le plastron sternal élargi, le pl1 ♂, le pl2 ♂, allongé et à flagelle développé, situent le genre non loin de *Trachycarcinus* Faxon.

Dans l'Annexe A, nous révisons le genre *Demania* Laurie, que nous avons déjà étudié dans des travaux antérieurs (Guinot, 1969*b*, p. 234 ; 1971*a*, p. 1074). Nous réunissons dans ce groupe naturel des espèces xanthoïdes qui, jusqu'ici, en raison de l'aspect général de la carapace, avaient été disséminées dans des genres divers, notamment dans le genre *Lophozanthus* A. Milne Edwards, pourtant fort différent (pl. 5, fig. 8). Les diverses espèces de *Demania* représentées sur les planches 4 et 5 montrent des carapaces peu ressemblantes, aussi bien par les proportions que par la forme du front, celle du bord antéro-latéral et par l'ornementation. Les péréiopodes présentent aussi des traits particuliers à chaque espèce. Néanmoins, les *Demania* ont en commun un certain nombre de caractères (plastron sternal, pléopodes sexuels mâles, etc.). Le rangement des espèces sur les planches 4 et 5 a été fait de façon à mettre côte à côte les espèces les plus approchantes extérieurement et à montrer l'éloignement progressif à partir de l'espèce type *D. splendida* Laurie.

Le concept de « brachyoure » s'est formé dans le cadre d'une systématique archétypale. Certaines caractéristiques brachyouriennes représentent une « tendance fonctionnelle ». Toutefois, il existe un ensemble de caractères qui indiquent l'appartenance à un groupe monophylétique, celui des Crabes « vrais ». Un tel Brachyoure peut être schématiquement défini par un corps complètement calcifié, par une carapace non segmentée, en voie de carcinisation ou fortement carcinisée (pour ce processus, voir le chapitre 1, Carcinisation), par un abdomen court, rabattu dans une cavité sterno-abdominale où le maintient un système d'accrochage, par un sternum thoracique parcouru d'un certain nombre de divisions intermétamériques.

Source : MNHN, Paris

Dans les limites qu'impose le plan fondamental brachyourien, le corps des Crabes est modelé par divers facteurs dont, non le moindre, est le mode de vie. On peut distinguer des faciès qui caractérisent les Crabes en fonction de la diversité de leurs activités, notamment en fonction de leur principale habitude de locomotion. On peut montrer que des particularités du plan général d'organisation du corps, qui se reflètent surtout sur l'aspect de la carapace et des appendices, sont communes à tous les Crabes marcheurs, et que d'autres sont constantes chez les Crabes fouisseurs, chez les Crabes grimpeurs et chez les Crabes nageurs. Schäfer (1954) a bien mis en évidence les rapports qui existent entre le type d'organisation et le mode de vie. C'est surtout la manière de se mouvoir qui déterminerait, d'après Schäfer, l'aspect général d'un Crabe. La charpente centrale, à savoir le céphalothorax, serait la structure primaire à laquelle serait subordonnée la morphologie des chélipèdes. Mentionnons à titre d'exemple les Crabes nageurs, chez lesquels les avantages hydrodynamiques sélectionnent les formes au corps léger, aplati dorso-ventralement et élargi (et souvent prolongé par une longue épine latérale) dans la direction perpendiculaire au plan sagittal médian (c'est-à-dire dans l'axe de la natation).

L'influence des facteurs éthologiques est plus complexe dans le cas des Crabes fouisseurs, qui peuvent présenter plusieurs types. Par exemple, les genres *Corystoides* Lucas, *Bellia* H. Milne Edwards (Belliidae), tout comme *Corystes* Latreille (Corystidae) ont un corps étroit et allongé ; en revanche, la carapace des Calappes (Calappidae) est cancériforme et élargie en un bouclier recouvrant les pattes ambulatoires. Ces formes fouisseuses développent des appareils respiratoires particuliers.

Les Mictyridae sont des Crabes modifiés à la fois par la vie fouisseuse (technique de fouissement en spirale ; *cf.* McNeill, 1926 ; Cameron, 1966) et par des habitudes alimentaires spéciales (filtration du sable pour extraire les particules organiques et rejet de boulettes). La carapace est allongée, globuleuse, et les pattes-mâchoires forment ventralement un vaste renflement qui empiète sur le sternum thoracique (voir Mictyridae dans le chapitre consacré au sternum thoracique).

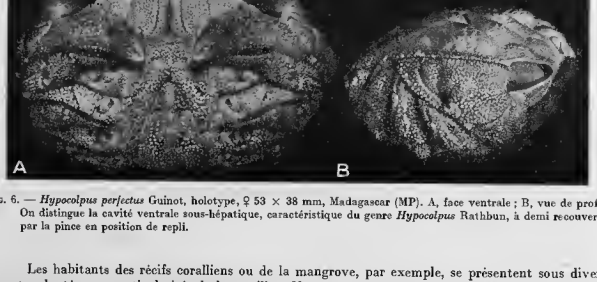


Fig. 6. — *Hypocolpus perfectus* Guinot, holotype, ♀ 53 × 38 mm, Madagascar (MP). A, face ventrale ; B, vue de profil. On distingue la cavité ventrale sous-hépatique, caractéristique du genre *Hypocolpus* Rathbun, à demi recouverte par la pince en position de repli.

Les habitants des récifs coralliens ou de la mangrove, par exemple, se présentent sous divers aspects adaptés aux particularités de leur milieu. Nous avons montré (Guinot, 1960*b*) que les *Hypocolpus* Rathbun, Xanthoïdes plus ou moins supposés comme récifaux[1], ont développé des « formes

1. Dans une lettre du 21-9-1977, le Dr M. Vannini, que nous remercions très vivement, nous a fourni les renseignements suivants à propos de deux espèces du genre *Hypocolpus*, *H. diverticulatus* (Strahl) et *H. perfectus* Guinot, observées sur la côte de Somalie. « They all have been collected under a kind of muddy sand « carpet » (10-20 cm high) on the outer edge of the rocky shore of Sar Uanle (S. Somalia). The carpet is kept together by the roots of the seaweed *Cymodocea*. The muddy sand is very thick and I wonder if the two evident cavities of the *Hypocolpus* might be used as a reser-

Source : MNHN, Paris

correspondantes » très poussées, de sorte que le corps présente une surface continue sans aspérité. Ces Crabes marchent sur le substrat, en soulevant certainement très peu le corps et en appliquant les pinces contre la face ventrale, ce qui leur permet de résister mieux, éventuellement, à de fortes vagues. Chez *Hypocolpus perfectus* Guinot (*cf.* fig. 6), rien n'a prise sur le Crabe replié en une « boule » : chélipèdes et pattes ambulatoires, en position de repli, s'emboîtent les uns dans les autres et s'encastrent dans les échancrures postéro-latérales de la carapace. Il y a aussi coaptation du chélipède et de la région sous-hépatique correspondante creusée d'une cavité ; ce « complexe » constitue un dispositif ayant peut-être un rôle dans la circulation et le maintien de l'eau respiratoire, à des périodes où le Crabe doit se préserver de la dessication ou dans la mise en réserve d'eau pure avant son entrée dans la chambre branchiale.

La silhouette du corps vue de profil fait découvrir des différences caractéristiques entre les quatre principaux groupes éthologiques de Crabes. La différence la plus notable concerne la position dorsale du céphalothorax par rapport à la disposition d'ensemble des sternites. Chez les marcheurs, le plastron sternal suit bien la courbure générale de la face ventrale. Chez les grimpeurs, qui tiennent leur corps soulevé au-dessus du sol, le sternum thoracique est orienté dans une direction différente de celle du reste de l'organisme, qui le surplombe. Chez les nageurs, la surface sternale est plane, subparallèle au céphalothorax.

II. BORDS DE LA CARAPACE

Lié essentiellement à la forme générale du corps, le bord latéral de la carapace se présente avec une extrême diversité chez les Crabes. Il est droit et presque parallèle à l'axe antéro-postérieur céphalothoracique chez les formes allongées et cylindriques ainsi que chez les formes dont la carapace a adopté un contour quadratique ; il peut être doté d'une courbure variable, formant avec le front un arc de cercle à petit ou grand rayon, selon que la carapace est ellipsoïdale longitudinalement ou ovoïde transversalement, en passant par tous les intermédiaires ; il est dirigé obliquement chez les formes à contour triangulaire.

Qu'il soit court ou long, le bord antéro-latéral, qui offre typiquement une armature, se distingue en général du bord postéro-latéral, le plus souvent inerme. Chez de nombreuses formes, à la jonction de ces deux bords, il se produit une rupture dans la direction : une dent, une épine, un bourrelet ou, seulement, un angle indique la limite des portions antérieure et postérieure du bord de la carapace. Dans certains cas, au lieu d'être ainsi marqué, le bord antéro-latéral se prolonge transversalement, de chaque côté, sur la face dorsale, vers la ligne médiane de la carapace, parfois sous forme d'une crête.

C'est là une tendance fréquente chez les Xanthoïdes. Elle est, par exemple, manifeste chez les Trichiinae de Haan (*cf.* fig. 3). Dans le genre † *Palaeotrichia* Guinot, une forte dent termine le bord antéro-latéral et des tubercules garnissent le bord postéro-latéral. Chez les *Trichia* de Haan actuelles, à caractères plésiomorphes, dont la carapace est étroite et le bord découpé, une crête dentée ou granulée, incluant une partie de bord postéro-latéral, tend à se recourber et à se prolonger sur la face dorsale. Le bord de la carapace de *T. dromiaeformis* de Haan porte une crête saillante et denticulée, dirigée obliquement. Chez *T. horiii* (Miyake), forme plus évoluée à carapace très élargie et bord entier, la crête forme une courbe régulière avec le bord antéro-latéral, devenu très long, et revient sur la carapace. La carcinisation qui s'est opérée à l'intérieur même du genre, et jusqu'à son maximum chez *T. horiii*, s'accompagne d'une telle évolution du bord (*cf.* Guinot, 1976, p. 104-200).

Prenons maintenant l'exemple de la superfamille des Bellioidea Dana, qui contient une seule famille, les Belliidae, composée de quatre genres (*cf.* Guinot, 1976, p. 45-60). Chez *Corystoides* Lucas et chez *Bellia* H. Milne Edwards, à carapace étroite et longue, au faciès macrourien et au mode de vie fouisseur, le bord antéro-latéral ne se distingue guère du bord postéro-latéral que par la présence de dents, allant en s'atténuant vers

voir of water to be made circulating through the gill chambers since, when the claws are nearly closing the cavities, the mud would be somehow filtered and only pure water will come into the cavities. On the other hand, the carpet only remains out of the water few hours a month and under the carpet the water never really goes away. Therefore, the hypothesis that the cavities might be used as a reservoir of water against deshydratation during low waters should be, I presume, rejected ».

Source : MNHN, Paris

l'arrière ; le branchiostégite a une position presque verticale. Chez les trois espèces d'*Acanthocyclus* Lucas, au corps moins étroit, presque aussi large que long, et où il n'y a pas d'adaptation à la vie fouisseuse, le bord antéro-latéral se raccourcit ; le branchiostégite acquiert une position ventrale. *Heterozius* A. Milne Edwards, forme non fouisseuse, à la carapace élargie et aplatie, offre un tout autre faciès : la carcinisation et la brachygnathie sont complètement installées ; le bord antéro-latéral, seulement lobé, se termine par un épais bourrelet et se trouve très nettement délimité du bord postéro-latéral ; le branchiostégite est en position tout à fait ventrale.

L'armature du bord antéro-latéral de la carapace est diverse : dents, épines, lobes, granules, amas de tubercules, élévations en forme de champignon, crête, etc. Épais ou mince selon la voussure du corps, formant ou non une bordure aplatie (A. Milne Edwards distingue les carapaces *marginées* ou non), il peut aussi être non incisé, lisse, sans dents ni lobes. Dana (1851*a*) a bien montré les relations assez constantes, du moins dans certains groupes, entre les dents du bord antéro-latéral (dont le nombre « normal » serait de 5) et les divisions de la partie correspondante de la carapace en régions ou en lobes. Ces relations varient beaucoup selon les Crabes considérés. Chez nombre de Xanthoïdes, la disposition est la suivante : la première dent est exorbitaire, les deux suivantes sont hépatiques, les deux dernières branchiales.

Si l'on regarde les Carpiliinae, Xanthoïdes très particuliers (*cf.* Guinot, 1968*c*), on constate que, chez la plupart des formes fossiles, le bord antéro-latéral porte des tubercules, sur toute sa longueur ou sur une grande partie de celle-ci ; c'est le cas de nombreux † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards, notamment de l'espèce type † *P. macrocheilus* (Desmarest) (pl. 10, fig. 9), de † *P. stenurus* Reuss (pl. 10, fig. 8), ainsi que du genre † *Ocalina* Rathbun (pl. 10, fig. 7). Chez les trois seules espèces de *Carpilius* Leach actuellement vivantes (*C. convexus*, *C. maculatus*, *C. corallinus*), il est entier et ne montre qu'un tubercule mousse postérieur, en plus de l'exorbitaire qui est petit. H. Milne Edwards (1851, p. 29) a remarqué que, dans l'armature marginale de la carapace, le lobule exorbitaire et la dent épibranchiale sont les formations les moins sujettes à avorter, les dents hépatiques étant les moins constantes. Il semble que, au cours de l'évolution des Carpiliinae, l'armature du bord antéro-latéral de la carapace ait disparu, tout comme l'ornementation de la face dorsale et des péréiopodes. En même temps qu'une grande taille, les formes carpiliennes d'aujourd'hui ont acquis un test pratiquement lisse.

Chez certains Crabes, même xanthoïdes, des dents surnuméraires apparaissent. Chez les Portuniens, où il y a typiquement cinq dents, les tendances sont différentes de celles que nous venons de constater. S'il y a avortement, c'est la 4e dent qui devient rudimentaire (certaines *Thalamita* Latreille) ou manque. Des dents supplémentaires se constituent jusqu'à former une série de neuf dents, la dernière étant souvent considérablement développée (*Portunus* Weber).

Chez les Oxyrhyncha classiques, la naissance de dents surnuméraires ou le dédoublement de certaines dents accroît le nombre « normal » des éléments de l'armature marginale ; des dents peuvent en outre apparaître le long des bords postéro-latéral et postérieur.

Chez les Oxystomata (*sensu* Balss), l'armature marginale est souvent rudimentaire mais, dans diverses sous-familles, il y a, de chaque côté du thorax, conservation de la dernière dent, développée en un lobule conique ou pointu (*Matuta* Weber, *Acanthocarpus* Stimpson, *Orithyia* Fabricius, etc.). Chez les Calappes, tout comme chez les Parthénopiens (pl. 1, fig. 3, 4), un prolongement marginal se développe en forme de voûte au-dessus des pattes et constitue une grande expansion lamellaire dans toute la moitié postérieure de la carapace. Nous avons vu que ce mode de conformation est une tendance qui se réalise dans des groupes très divers ; on la trouve également chez certains Majidae (genre *Eurynolambrus*, pl. 1, fig. 5) et même chez certains Anomoures (genre *Cryptolithodes*, pl. 1, fig. 1, 2).

Chez les Catométopes de la conception milne-edwardsienne, l'armature marginale tend à disparaître et, chez nombre d'entre eux (*Ocypode* Fabricius, *Uca* Leach, etc.), le bord de la carapace n'est marqué tout au plus que par des granulations ou par une petite crête.

On notera que, selon les cas, le bord antéro-latéral rejoint l'angle externe de l'orbite ou, au contraire, se prolonge ventralement vers les angles latéro-antérieurs du cadre buccal.

Les carcinologistes utilisent fréquemment le bord antéro-latéral comme critère générique. En utilisant comme exemple le genre *Lophozozymus* A. Milne Edwards, révisé dans l'Annexe B ci-après, nous montrons que les caractéristiques du bord antéro-latéral sont variables, du moins dans

Source : MNHN, Paris

certaines limites, à l'intérieur du genre. Toutes les espèces de *Lophozozymus* possèdent un bord mince et cristiforme, mais les dents sont saillantes, parfois carénées ou, au contraire, émoussées ; par ailleurs, entre l'angle exorbitaire et la première dent, il y a continuité ou, en revanche, un hiatus net (*cf.* pl. 7 et 8).

D'autres exemples pourraient illustrer de façon plus frappante le caractère variable du bord antéro-latéral : citons, par exemple, le genre *Lybia* H. Milne Edwards (*cf.* Guinot, 1976), le genre *Trichia* de Haan (*cf.* fig. 3), ainsi que le genre *Demania* Laurie, étudié dans l'Annexe A (*cf.* pl. 4 et 5).

III. QUELQUES AUTRES CARACTÉRISTIQUES DE LA CARAPACE

1. *RÉGIONS GASTRIQUES, FOSSETTES GASTRIQUES; LES DIVERS TYPES DE « SILLONS » ET LEUR INTERPRÉTATION*

Dans son « Histoire naturelle des Crustacés fossiles », A. G. Desmarest (1822, p. 72) a été l'un des premiers à bien étudier la configuration de la face supérieure de la carapace des Décapodes. Cet auteur constate que les bosselures et les sillons dont la face dorsale est marquée offrent une certaine constance et peuvent servir à la distinction des espèces.

« Réfléchissant d'ailleurs que les Crustacés ont leurs principaux organes intérieurs situés immédiatement sous le test ou la carapace, nous avons été conduit à rechercher s'il existait des rapports marqués entre la place qu'occupent ces viscères et la distribution des inégalités extérieures du test » (*ibid.*, p. 73).

Desmarest propose donc de désigner les diverses portions de la carapace par des termes rappelant les organes sous-jacents : régions *stomacale*, *génitale*, *hépatique*, *cordiale*, *branchiale*, etc.

En 1851 (p. 9-32), H. Milne Edwards fait l'analyse des dispositions morphologiques de la carapace chez divers Décapodes et, en particulier, établit clairement les principales divisions de celle-ci chez plusieurs genres de Crabes. Nous allons résumer les conclusions de cet auteur concernant la région *gastrique* et le sillon *cervical* des Brachyoures, car les carcinologistes ultérieurs ne se sont pas tenus à la même interprétation. H. Milne Edwards a choisi comme point de départ, dans son texte et ses figures, la carapace de *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) (atlas, pl. 8, fig. 6) et, comme autres exemples, celles de *Parthenope horrida* (Linné) (= *Daldorfia horrida*), de *Zozymus tomentosus* H. Milne Edwards (= *Actaea tomentosa* = *Actaeodes tomentosus*), de *Zosimus aeneus* (Linné) et d'*Eriphia gonagra* (Fabricius) (*ibid.*, pl. 8, fig. 7-10).

La région *gastrique* de H. Milne Edwards (= région stomacale + région génitale de Desmarest) occupe la partie médiane du bouclier céphalothoracique. Elle comprend : 1) deux lobes *épigastriques* symétriques ; 2) un lobe *mésogastrique*, « lobe impair et médian », situé entre les deux lobes *protogastriques* (*loc. cit.*, p. 21) ; 3) deux lobes *métagastriques*, postérieurs et latéraux par rapport au mésogastrique ; 4) un lobe urogastrique, « petit lobe impair qui ressemble ici [chez *Mithrax spinosissimus*] à un bourrelet transversal », et auquel fait suite la région cardiaque.

Dans certains cas, bosselures et sillons se multiplient et déterminent un plus grand nombre de divisions et, même, des subdivisions. D'autres fois, les lobes disparaissent ou se confondent, ce qui aboutit à donner une simplicité de conformation à la région gastrique : un cas fréquent est la fusion du lobe mésogastrique avec les deux lobes métagastriques. Il peut y avoir aussi disparition de toute séparation entre ces derniers et le lobe urogastrique, de sorte que toute cette portion de la région gastrique ne constitue plus qu'une seule aire médiane, dont l'extrémité antérieure (pointe mésogastrique) s'avance plus ou moins loin entre les lobes protogastriques (*ibid.*, p. 22). C'est à ce point de son exposé que H. Milne Edwards fixe chez les Crabes l'emplacement de deux zones fort importantes : *le sillon cervical*, situé en arrière de deux petites impressions en forme de fossette, les *fossettes gastriques*, qui sont la marque de l'attache des muscles de l'estomac.

Source : MNHN, Paris

Quelques pages auparavant (*ibid.*, p. 10-12), H. MILNE EDWARDS avait indiqué que le sillon cervical sépare l'arceau céphalique de l'arceau scapulaire de la carapace ; cette séparation est très distincte lorsque le bouclier céphalothoracique est divisé en deux portions articulées par une suture membraneuse, par exemple chez les Cénobites ou les *Birgus*. Chez les Crabes, ce sillon est reconnaissable dans de nombreuses espèces. Dans le genre *Mithrax* Latreille, ledit sillon cervical traverse le test de la carapace puis se porte obliquement et en dehors vers le tiers antérieur du bord antéro-latéral, pour se diriger ensuite vers les angles latéro-antérieurs du cadre buccal. L'arceau céphalique de la carapace serait — selon la conception de H. MILNE-EDWARDS — circonscrit chez beaucoup de Crabes ; même si le sillon cervical vient à s'effacer complètement, on en reconnaît la direction grâce aux deux petites fossettes qui se voient ordinairement au milieu de la carapace près de la ligne médiane, *un peu*

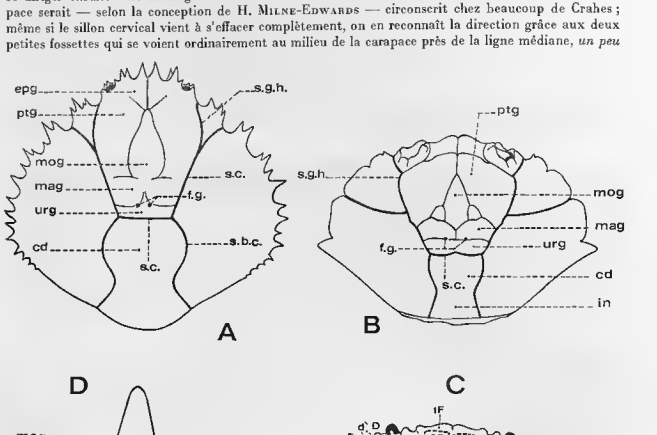


FIG. 7 A-C. — Emplacement et nomenclature de diverses régions (principalement gastriques) de la carapace chez les Brachyoures. Localisation du « sillon cervical » de H. MILNE EDWARDS, 1851. A, *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) ; B, *Zosimus aeneus* (Linné). D'après H. MILNE EDWARDS, 1851, pl. 8, fig. 6 et 9 ; C, une espèce « of the Cancer group », d'après DANA, 1851*a*, fig. 1 et p. 95-98.

FIG. 7 D. — Homologie des régions gastriques définies par H. MILNE EDWARDS (à gauche) et des régions numérotées par DANA (à droite).

cd, région cardiaque ; epg, lobe épigastrique ; f.g., fossette gastrique ; in, région intestinale ; mag, lobes métagastriques ; mog, lobe mésogastrique ; ptg, lobes protogastriques ; s.b.c., sillon branchiocardiaque ; s.c., sillon cervical ; urg, lobe urogastrique.

Source : MNHN, Paris

en avant du bord postérieur de l'arceau céphalique (*ibid.*, pl. 12). H. Milne Edwards a homologué les régions anté- et postcervicales chez les Brachyoures et d'autres Décapodes, notamment les Astacoures. Depuis, ce problème d'homologie des régions a été l'objet de nombreuses discussions.

Il est dommage que les carcinologistes n'aient pas utilisé la position des fossettes gastriques médio-dorsales pour déterminer l'emplacement des diverses régions. Ces fossettes sont souvent seules visibles au sein d'une face dorsale lisse ou, au contraire, sont dissimulées par la pilosité ou par les bosselures et sillons d'une carapace très subdivisée. Les fossettes gastriques indiquent la limite, parfois difficile à préciser sans elles, entre les lobes métagastriques et le lobe urogastrique. C'est en arrière de ces fossettes que l'on doit reconnaître le sillon cervical brachyourien de H. Milne Edwards, c'est-à-dire la limite entre l'aire urogastrique et l'aire cardiaque.

Nous reproduisons ici (fig. 7A, B) deux des dessins de H. Milne Edwards (1851, pl. 6, fig. 6, 9), représentant d'une part *Mithrax spinosissimus*, à la carapace aréolée de façon « simple », et d'autre part *Zosimus aeneus*, à la face dorsale subdivisée à l'extrême. Grâce à la position des fossettes gastriques, on peut facilement reconnaître l'emplacement de la zone urogastrique, limité en arrière par le sillon cervical. On distingue également bien le lobe mésogastrique impair et les deux lobes métagastriques postérieurs, plus ou moins fusionnés.

Nos recherches nous ont montré la valeur de la détermination exacte des fossettes gastriques et du sillon cervical pour la définition des régions chez un grand nombre de Crabes appartenant à des groupes différents. Avant d'aborder ce point, il convient de rappeler les opinions des carcinologistes, qui n'ont pas, pour la plupart, suivi H. Milne Edwards.

Une nomenclature, non strictement liée aux organes sous-jacents (comme chez Desmarest) mais simplement topographique, a été proposée par Dana en 1851 (1851*a*, p. 95-98), c'est-à-dire la même année que H. Milne Edwards mais antérieurement à l'ouvrage du savant français puisque ce dernier y fait allusion (*ibid.*, p. 10). Sur la carapace d'un Crabe du « groupe *Cancer* », que nous reproduisons ici (fig. 7C : nous ajoutons seulement l'emplacement des fossettes gastriques), on distingue pour le *medial group*, qui correspond à la région gastrique : les deux aires 1M, qui correspondent aux lobes épigastriques ; les deux aires 2M, qui représentent les lobes protogastriques ; 3M, « a central areolet, elongated anteriorly between the areolets 2M » (Dana, *loc. cit.*, p. 95-96), dénomination qui recouvre le lobe mésogastrique et les lobes métagastriques de H. Milne Edwards ; 4M, « a transverse areolet just posterior to 3M » (*ibid.*, p. 96), qui correspond donc au lobe urogastrique de H. Milne Edwards. Dana donne une confirmation de cette homologie : « Two deep punctures usually mark the limit between 3M and 4M, even when there is no depression ». Ces deux profondes ponctuations sont les fossettes gastriques de H. Milne Edwards, qui sont situées à la limite de 3M et de 4M. Il faut donc placer le sillon cervical entre 4M et 1P. Nous donnons ici un schéma (fig. 7D) qui montre les homologies entre les régions gastriques numérotées de Dana et celles de H. Milne Edwards. Dana (*ibid.*, p. 97) signale que 3M « subdivides at times into 3 parts » et qu'il peut y avoir des subdivisions encore plus poussées, avec un grand nombre de petits lobules ou de tubercules à l'intérieur de chaque aire. Les figures 2-4 de Dana (*ibid.*) montrent bien que, pour cet auteur, 3M correspond à l'aire mésogastrique + les deux aires métagastriques de H. Milne Edwards.

Les carcinologistes ont appelé l'aire 3M, soit mésogastrique, soit métagastrique, ce qui est inexact dans les deux cas. Une confusion regrettable s'est introduite dans la littérature, et nous allons essayer de rétablir les homologies topographiques chez les Brachyoures en ce qui concerne les diverses régions gastriques.

La figure 1 de Rathbun (1918, p. 4), vue diagrammatique de la face dorsale d'un Crabe Grapsoïde, montre une large région impaire dite mésogastrique qu'il faut, en fait, considérer comme la réunion de la région mésogastrique et des régions métagastriques ; pourtant, la définition donnée par Rathbun (*ibid.*, p. 7) de ces régions est exacte. Rathbun place correctement le sillon cervical, en arrière de la région urogastrique. Ce schéma de la carapace est celui que reproduit fidèlement Balss (1940, p. 45, fig. 45) dans la partie morphologique du « Brodds Tierreichs ». En revanche, dans sa représentation d'un « Spider Crab », où sont bien indiquées les trois régions (méso-, méta- et urogastriques), Rathbun (1925, fig. 1) place le sillon cervical entre l'aire métagastrique (représentée indivise) et l'aire urogastrique. En 1930 (fig. 1), Rathbun schématise un

Source : MNHN, Paris

Portunidae en revenant à son interprétation première : la distinction entre région mésogastrique et régions métagastriques est bien faite ; le sillon cervical est placé correctement, c'est-à-dire postérieurement à la région urogastrique.

Dans son traité de Paléontologie des Arthropodes, Glaessner (1969, p. R405, R406, fig. 220C, D) reproduit telles quelles les deux figures de Rathbun, représentant un Portunidae et un Grapsoïde. Le sillon cervical y est bien placé, postérieurement à la région urogastrique ; mais, dans le texte, Glaessner écrit : « Behind the cervical groove are, medially, the urogastric, cardiac and intestinal regions », ce qui ne correspond ni à ses figures ni à la définition de H. Milne Enwards. Reproduisant tout aussi fidèlement la figure de Rathbun montrant un Oxyrhynque, où le sillon cervical est placé autrement, Glaessner (*ibid.*, fig. 220B) accorde ses dires avec son illustration, mais c'est — à notre avis — peut-être involontaire. Rappelons que le sillon cervical brachyourien de H. Milne Enwards ne partage pas la région gastrique, mais sépare cette dernière de la région cardiaque. Dans nombre de ses travaux antérieurs, Glaessner avait déjà situé le sillon cervical en avant sur la carapace, entre la région mésogastrique et la région urogastrique (par exemple en 1933, fig. 185, chez le genre *Dromia*).

Si nous revenons en arrière, on constate que Pearson (1908, p. 10-12, fig. 2), dans son étude du genre *Cancer*, situe, selon les recommandations de H. Milne Enwards, le sillon cervical en arrière de la région urogastrique.

Pour Ihle (1913, p. 4-6, fig. 3), le sillon cervical passe sur l'emplacement des fossettes gastriques, qu'il appelle « Cervicalgrübchen » (fossettes cervicales). Chez les Parthenopidae, Flipse (1930, p. 3, 4, fig. 1, 2) ne semble pas situer ces « Cervicalgrübchen » au même endroit. La confusion est bien installée et les homologies sont de plus en plus difficiles à établir.

En reproduisant la figure de Dana et en tentant l'homologie des régions numérotées avec les régions topographiques de H. Milne Enwards, Klunzinger (1913, p. 120 [24]) donne deux définitions erronées : d'une part, pour 2M qu'il considère comme lobes protogastriques + épigastriques et, en arrière, comme lobe métagastrique (est-ce un lapsus pour mésogastrique ?) ; d'autre part, pour 3M qu'il considère comme lobe métagastrique. Si nous comprenons bien, pour Klunzinger, la portion postérieure de 2M est métagastrique, ce qui n'est pas conforme à l'idée de H. Milne Enwards. Il semble que Kluzinger ait mal interprété la phrase un peu ambiguë de H. Milne Enwards (1851, p. 21) où sont décrits les rapports des lobes protogastriques, du lobe mésogastrique et des lobes métagastriques.

Dans sa « Faune de France », Bouvier (1940, p. 13) fournit une interprétation des sillons qui ne nous satisfait pas, tout au moins en ce qui concerne le sillon cervical chez les Brachyoures : les « pores » gastriques sont « forts apparents chez les Crabes ; on les aperçoit fréquemment chez l'Écrevisse et les Homards ; et dans tous les cas, ils jalonnent pour ainsi dire la place où devrait se trouver le sillon cervical ». Il y a là une contradiction flagrante avec la formulation de H. Milne Enwards en ce qui concerne les Crabes.

De même, dans son étude des genres *Eriphia* Latreille, *Maja* Lamarck, *Pisa* Leach, Abrahamczik-Scanzoni (1942) place le sillon cervical entre les régions métegastriques et l'aire urogastrique, sur l'emplacement des fossettes gastriques. A propos du genre *Dromia* Weber, le même auteur écrit : « Die Zervicalfurche tritt bezüglich der Deutlichkeit ihrer Ausprägung gegenüber *Eriphia* zurück » (Abrahamczik-Scanzoni, 1942, p. 354).

Dans l'ouvrage sur les Crustacés Décapodes des Antilles par Chace et Hobbs (1969, p. 49, fig. 4), la représentation est conforme à l'interprétation de H. Milne Edwards, avec régions méso-, méta- et urogastriques bien distinctes, et avec le sillon cervical correctement placé. Comme indiqué dans le glossaire (*ibid.*, p. 225), ce sillon « separates the gastric end bepatic regions from the cardiac and branchial regions ».

Sur la figure de la face dorsale représentant un Anomoure, Kim (1973, p. 149, fig. 2) indique des régions conformes aux définitions de H. Milne Enwards : il y a une région mésogastrique impaire, deux aires métagastriques et une aire impaire urogastrique. Mais la figure 70 (p. 258) représentant un Grapsoïde et un Portunien montre une vaste région mésogastrique et, en arrière, une zone métagastrique ; la région urogastrique n'est pas considérée.

Chez le paléontologiste Vía (1969, encadré 1), les diverses aires sont, à notre avis, bien dessinées sur les formes fossiles représentées, avec régions mésogastrique, métagastriques (appelées par Vía « hippogastriques ») et urogastrique distinctes. L'emplacement du sillon cervical, indiqué dans une position très antérieure chez les Dromiidae et les Retroplumidae, est discutable si l'on se réfère à H. Milne Enwards.

Les paléontologistes britenniques Wright et Collins (1972, p. 16) font remarquer que le terme *métagastrique* a été appliqué à des parties différentes de la carapace, selon les auteurs et selon les groupes envisagés. Par exemple, Carter (1898) a confondu lobes métagastriques et lobes protogastriques. Chez la forme fossile † *Rathbunopon*, Withers (1951) appelle aire métagastrique un lobe transversal situé juste en arrière du sillon cervical et en avant de l'aire urogastrique ; pour Wright et Collins, ce lobe transversal (dit métagastrique)

Source : MNHN, Paris

serait la partie antérieure d'un lobe urogastrique double. Ne désirant pas dénommer des régions non homologables et, selon les groupes, situées différemment par rapport aux sillons principaux, Wright et Collins évitent l'appellation de métagastrique et désignent comme région mésogastrique l'ensemble de l'aire gastrique médiane située en avant du sillon cervical, la portion gastrique postérieure à ce dernier étant urogastrique. Dans leur vue diagrammatique d'un Crabe imaginaire avec ses aréoles et ses sillons, Wright et Collins (1972, fig. 1) dessinent une vaste région mésogastrique vaguement tripartite, avec une avancée antérieure impaire, désignée comme « anterior process of the mesogastric lobe ». Par ailleurs, le sillon cervical, qui devrait passer en arrière de l'aire urogastrique, n'est pas bien placé puisqu'il est représenté en avant de celle-ci. Et doit-on dénommer branchiocardiaque le sillon postérieur qui traverse la face dorsale de part en part chez le Brachyoure en question ? Longé en partie par les empreintes musculaires du *musculus attractor epimeralis*, il se trouve au sommet de la région cardiaque (*cf.* Glaessner, 1969, fig. 224) ; chez les Crabes primitifs, le sillon branchiocardiaque peut-il se continuer latéralement sur la face dorsale comme chez certains autres Décapodes (*Nephrops*, Thalassinidae) ? On comprend que, pour situer les sillons chez les Brachyoures, les deux paléontologistes anglais, comme tous les autres, aient dû s'inspirer des nombreuses interprétations des sillons chez les Décapodes inférieurs et aussi chez les Dromiacés, ce qui est bien loin de ce que H. Milne Edwards a défini chez *Mithrax* et *Zosimus*.

En fait, ce n'est pas seulement à propos des régions gastriques que les carcinologistes ont formulé des opinions divergentes. Les paléontologistes et, tout autant, les néontologistes se sont heurtés à la difficulté d'homologuer les principales régions et les sillons du céphalothorax chez les différents groupes de Décapodes. Nous allons brièvement passer en revue les travaux les plus marquants où sont abordés ces problèmes d'homologie.

Dana (1852c, p. 19-43) fait une mise au point chez les Brachyoures et aboutit à la conclusion (p. 28) que la carapace inclut :

« 1) The first and second normal segments, represented by the epistome, or its anterior portion, and the inter-antennary septum.

2) The third normal segment, represented by the main body of the carapax, and the anterior portion of the praelabial plate or palate.

3) The fourth normal, or mandibular segment, represented by the posterior and outer part of the praelabial plate, and the ventral pieces of the carapax. »

Un grand tableau (Dana, *ibid.*, p. 38-39) récapitule les homologies segmentaires et appendiculaires chez les divers groupes de Crustacés.

Au cours d'une étude sur la structure et la fonction des antennes chez les Crustacés, Bate (1855) a essayé d'homologuer les grandes régions du céphalothorax chez un Macroure, *Astacus*, et chez deux Brachyoures, *Corystes* et *Cancer*. Pour cet auteur, toute la région du céphalothorax des Astacoures située en arrière du sillon cervical est l'homologue, chez les Brachyoures, des régions ventrales ptérygostomiennes et, même chez *Corystes*, de toute la portion infléchie de la carapace, à partir de l'armature marginale. Il ressort du texte comme des figures (*ibid.*, pl. 1 et 2) que le sillon cervical de Bate n'est pas celui de H. Milne Edwards. En 1888, le même auteur publie le schéma d'un Macroure type, en délimitant les régions par des sillons qu'il ne nomme pas, à l'exception du sillon cervical (*cf.* par exemple p. 509 : « cervical suture »).

Dans sa révision des Macroures, Stimpson (1860) établit une nomenclature des régions, des épines et des angles sur le test d'un Caridea (« *Simulacrum carapacis Carideorum* »).

Boas (1880) souligne l'importance des sillons du céphalothorax pour la détermination des formes fossiles de Décapodes. Il propose une nomenclature des sillons basée sur l'emploi de lettres. « Seulement, ne reconnaissant pas l'homologie existant entre les régions morphologiques des Natantia et des Reptantia, Boas a désigné différemment les sillons homologues dans les deux groupes » (Van Straelen, 1925, p. 32). En ayant recours à des symboles différents, Boas montre qu'il considère les sillons comme non homologues ou bien, tout simplement, n'a-t-il pas voulu essayer de déterminer toutes les homologies. Boas a le mérite de faire la distinction entre les sillons et ce qu'il appelle les *linea*, c'est-à-dire des lignes particulières, non calcifiées, de la carapace : *linea anomurica*, *linea thalassinica*, etc.

Dans son étude des Dromiacés vivants et fossiles, qui tend à démontrer l'origine bomarienne des Crabes, Bouvier (1896) applique aux sillons des Crustacés le type de notations qu'avait employé Boas. Il ne peut assimiler la *ligne latérale* des Dromiens et des Dynoméniens, « simple ligne virtuelle formée par la séparation de deux régions de la carapace qui diffèrent simplement de structure et d'épaisseur » (p. 42-43), à la *ligne anomourienne* de Boas qui, elle, est une « vraie ligne de suture membraneuse » (*ibid.*). Deux régions principales

Source : MNHN, Paris

sont représentées sur la face dorsale, à savoir l'aire gastrique (G) et l'aire cardiaque (H) ; les deux principaux sillons, qui traversent le céphalothorax, sont appelés *cervical* et *branchial*, le premier étant en position antérieure.

Pour identifier les Dromiacea et les Oxystomata recueillis par le « Blake », A. Milne Edwards et Bouvier (1902) utilisent la terminologie de Bouvier (1896), notamment la séparation en régions G et H par deux sillons, cervical (*e*, *e1*) et branchial (*b1*, *c*).

Dans son ouvrage consacré aux Pénéidés récoltés par l' « Hirondelle » et la « Princesse-Alice », Bouvier (1908) introduit une nouvelle nomenclature des sillons, complétant celle de Stimpson (1860) et qui est différente non seulement de celle utilisée par Boas (1880) pour les Reptantia mais aussi de celle employée par le même auteur pour les Natantia. Bouvier considère que « les ornements, en saillie ou en creux, de la carapace fournissent des caractères importants à la systématique et à l'étude des affinités » (Bouvier, 1908, p. 7, fig. 1) ; il distingue sur le test les *régions*, les *angles* et *épines*, les *sillons* et *lignes*.

Dans sa « Faune de France », Bouvier (1940) résume ses conceptions concernant la carapace, « simple expansion tergale et pleurale de trois ou quatre segments antérieurs du corps » (p. 9-10), ainsi que les sillons, lignes et régions du corps. Il tente d'homologuer les diverses régions chez les Décapodes qu'il étudie. Pour Bouvier, chez l'Écrevisse et le Homard, et dans tous les cas, les fossettes gastriques « jalonnent pour ainsi dire la place où devrait se trouver le sillon cervical » (p. 13). Comme nous l'avons vu précédemment, cet auteur ne situe pas le sillon cervical au même endroit que H. Milne Edwards et le place nettement plus en avant, entre ce qu'il nomme aire mésogastrique (mais c'est, en réalité, l'aire mésogastrique + les deux aires métagastriques) et l'aire urogastrique. Bouvier explique (*ibid.*, p. 12-13) que la dénomination de sillon cervical s'applique fâcheusement à deux sillons différents : le sillon cervical de H. Milne Edwards doit devenir *sillon subcervical* (et remplacer l'appellation de sillon branchial). Bouvier (*ibid.*, fig. 9-14) distingue des sillons les *lignes* (*linea* de Boas) : ligne latérale chez les Dromiacés et chez « presque tous les Crabes, surtout chez les Cyclométopes » (p. 14) ; ligne homolienne (p. 15-16) ; ligne thalassienne ; ligne anomourienne.

Entre-temps, Borradaile (1903*f*) avait fait le portrait hypothétique du Décapode marcheur ancestral. Bien que reprenant les sillons distingués par Boas (1880) et par Bouvier (1896), il applique une notation avec numérotation. Il essaie de reconnaître les relations qui existent entre certains sillons et les *linea* de Boas, les sillons étant sans doute des vestiges de *linea*. Pour Borradaile, le sillon le plus antérieur (*e* de Boas, « cervical » de Bouvier) et le sillon placé postérieurement (*c* de Boas, branchial de Bouvier, cervical de certains auteurs) devraient être appelés respectivement *premier sillon cervical* et *deuxième sillon cervical*, c'est-à-dire numérotés 1 et 2, avec leur continuation 1′ et 2′ sur les côtés de la carapace (Borradaile, 1903*f*, p. 690-691, fig. 125).

Schmitt (1921, fig. 1), dans son ouvrage sur les Décapodes de Californie, publie, en s'inspirant de Stimpson (1860), le schéma d'un « macruran (shrimp-like) decapod » avec ses sillons, ses régions et ses épines. Pour les Brachyoures (*ibid.*, fig. 6), il adopte les vues de Pearson (1908) : il place le sillon cervical à la façon de H. Milne Edwards, en arrière de la région urogastrique.

Le paléontologiste Van Straelen (1925) établit l'homologie entre les différents sillons distingués par ses prédécesseurs chez les Natantia et les Reptantia ; notamment, il met en relation les lettres de Boas et les dénominations de Bouvier. « Lorsqu'on examine un grand nombre de Crustacés Décapodes : *Natantia*, *Macrura*, *Anomura* et *Brachyura*, on observe aisément que tous les principaux sillons du céphalothorax sont constants et que leurs variations portent sur leur position relative et leur plus ou moins grande profondeur » (p. 35-36). « Tous les sillons n'ont pas une valeur égale. Ils existent rarement tous à la fois chez une même forme ; les plus constants sont les sillons *e*, *e1* et *a*, c'est-à-dire le sillon cervical et le sillon branchio-cardiaque » (*ibid.*, p. 37). Pour Van Straelen, le sillon cervical franchit toujours la ligne médiane et sépare la région céphalique de la région thoracique : « c'est, probablement, l'unique vestige extérieur de la segmentation primitive qui se retrouve sur le céphalothorax » (*ibid.*, p. 37). Il assigne toujours au sillon cervical la même signification, depuis les Natantia jusqu'aux Brachyoures : en avant, ce sillon servirait d'appui aux muscles gastriques postérieurs et aux muscles mandibulaires ; en arrière, aux muscles fléchisseurs profonds de l'abdomen. Le sillon branchiocardiaque correspondrait aux limites de la cavité branchiale et, le long de celui-ci, viendraient s'insérer les muscles extenseurs et fléchisseurs de l'abdomen. Secretan (1965) infirmera certaines de ces assertions. A la suite de Boas et de Bouvier, Van Straelen distingue la *linea anomurica* chez beaucoup d'Anomoures, la *linea thalassinica* chez les Thalassinidae, la *linea homolica* chez les Homolidae, la *linea dromiidica* chez les Dromiidae. Aucune de ces *linea* n'est présente chez les formes fossiles jurassiques. « Ces lignes sont soit un sillon, soit une ligne de décalcification, parfois une articulation toujours faiblement marquée » (*ibid.*, p. 37). Les relations des *linea* avec les sillons ne sont pas éclaircies. « Peut-être se rattachent-elles aux carènes et aux sillons longitudinaux observés sur la carapace de certains Natantia, notamment de quelques *Penaeus* » (*ibid.*, p. 38).

Les seuls Brachyoures jurassiques que reconnaît Van Straelen (*ibid.*, p. 48-52, fig. 35-39) sont des

Source : MNHN, Paris

Dromiacea. Les principaux sillons sont désignés chez les « Homolidea » et chez les « Dromiidea » (Homolodromiidae et Dromiidae-Dynomenidae). Chez tous, le sillon appelé cervical est placé antérieurement et il ne correspond certainement pas au sillon cervical de H. Milne Edwards.

Secretan (1964) étudie les zones d'insertion musculaire qui serviront de repère pour situer les sillons et « lier avec certitude tel sillon ou tel fragment de sillon avec la position interne d'un organe ou d'un muscle, ceci à travers divers types de Décapodes » (p. 19). Pour cet auteur, les homologies des régions et sillons entre fossiles et actuels ont souvent été établies de façon inexacte par suite, notamment, de la régression des sillons chez les Décapodes actuels. Nous renvoyons aux conclusions de cet auteur ainsi qu'à ses travaux ultérieurs où l'interprétation est faite de plus en plus rigoureusement (1966 ; 1972). Chez les Décapodes fossiles, Secretan désigne les régions en utilisant la dénomination classique (*cf.* 1964, fig. 102) mais propose une nouvelle nomenclature fondée sur une étude minutieuse de la métamérisation. Voici les équivalences utiles pour la compréhension des Brachyoures :

Boas (Reptantia)	Bouvier	Secretan
e, *e1*	sillon cervical	W
c	sillon postcervical	X-Y
a	sillon branchiocardiaque	Z

La consultation des figures de Secretan montre immédiatement que, comme la plupart des paléontologistes, cet auteur place le sillon cervical en avant de la région urogastrique, c'est-à-dire qu'il ne correspond pas au sillon de H. Milne Edwards.

Au terme de cet exposé historique, il apparaît que des confusions nombreuses ont été faites et, notamment, que l'on place le sillon cervical en des endroits divers. Pour permettre les homologies indispensables, chez les seuls Brachyoures qui sont l'objet de cet ouvrage, il conviendrait en tout premier lieu de mieux définir sur le céphalothorax les régions et leurs limites [1], comme l'a préconisé Bouvier en 1908. Nous distinguons :

a) *Les marques correspondant intérieurement à des phragmes*

Les fossettes gastriques, reconnues par H. Milne Edwards et dont nous avons déjà souligné l'importance (Guinot, 1976), correspondent à deux invaginations, à deux phragmes squelettiques, de petite taille mais rigides. Nous avons observé chez de nombreuses espèces de Brachyoures que ces endophragmes servent d'attache à des muscles (muscles postérieurs de l'estomac). Ces fossettes peuvent servir de repère pour situer le sillon cervical brachyourien, qui passe en arrière de celles-ci.

Les deux fossettes gastriques sont présentes, semble-t-il, chez presque tous les Crabes. Fentes, soit longitudinales et parallèles, soit plus ou moins obliques, soit, au contraire, presque transversales (*Corystes*, *Sesarma*), parfois en forme de L (*Ocypode*), traces parfois punctiformes, placées en avant ou en arrière sur la face dorsale, plus ou moins rapprochées l'une de l'autre, elles sont présentes chez les formes à test lisse (comme *Carpilius* ou *Thia* où elles sont le seul ornement) et celles à test très subdivisé (*Zosimus* : fig. 7B), chez les Crabes à carapace allongée (*Corystes*, *Nautilocorystes*, *Pseudocorystes*, *Corystoides*, *Bellia*, etc.), à carapace triangulaire oxyrhynque (*Mithrax* : fig. 7A, *Maja*, *Eurynolambrus*, etc.), à carapace xanthienne (*Xantho*, *Cycloxanthops*, *Globopilumnus*, *Pilumnus*, etc.), à carapace plus ou moins quadratique (*Ocypode*, *Sesarma*, *Grapsus*, *Eriocheir*, etc.), chez les Brachyoures à caractères morphologiques particuliers (Retroplumidae, Hexapodidae).

Chez les Palicidés, plus précisément chez *Palicus caroni*, notre première observation ne nous a pas permis de déceler extérieurement les fossettes gastriques mais nous avons retrouvé leur emplacement grâce aux deux phragmes internes médians.

Chez les Mictyridae, les fossettes gastriques (pl. 26, fig. 7) sont extrêmement écartées et placées antérieurement : deux phragmes, allongés et également très éloignés l'un de l'autre, leur correspondent

1. Il sera intéressant de consulter le travail de B. Renaud (sous presse) « Les régions et les limites de la carapace d'un Crustacé Décapode Carcinus maenas (L.) [Brachyrhyncha Portunidae] : leurs rapports avec les systèmes fonctionnels principaux ». Nous remercions cet auteur de nous avoir fait parvenir son manuscrit ; nous n'avons malheureusement pas pu, faute de temps, tenir compte des résultats contenus dans cette publication.

Source : MNHN, Paris

(pl. 26, fig. 8) : cette localisation inhabituelle des fossettes gastriques est liée à la morphologie particulière des régions buccale et stomacale des Mictyridae qui ont des habitudes alimentaires tout à fait spéciales (voir Mictyridae dans le chapitre consacré au sternum thoracique). Les *Dotilla*, Ocypodidae Scopimerinae (*sensu* Balss, 1957) qui montrent des adaptations morphologiques certainement liées à des modes de comportement, notamment de nutrition, analogues à celles des Mictyridae, ont en revanche deux fossettes gastriques médio-dorsales rapprochées l'une de l'autre, sous forme de deux fentes transversales peu visibles sur le test ; à leur emplacement deux phragmes très réduits s'invaginent. Entre Scopimerinae et Mictyridae il n'y aurait donc pas de véritable similitude des régions gastriques et des muscles qui leur sont associés, et les ressemblances manifestes ne seraient dues qu'à une convergence superficielle.

Chez les Pinnoteridae nous n'avons pas décelé les deux fossettes gastriques sur le test lisse et mou des genres *Pinnoteres* et *Ostracoteres* ; en revanche, deux fentes transversales, placées assez postérieurement, sont bien visibles dans le genre *Pinnixa* et deux phragmes courts leur correspondent du côté interne.

Chez les Oxystomata (*sensu* Balss, 1957), les fossettes sont présentes chez les Dorippidae (deux fentes obliques auxquelles correspondent deux endophragmes puissants), chez les Calappidae (deux courtes fentes presque longitudinales, dans le genre *Matuta* où deux phragmes larges et très rigides leur correspondent intérieurement ; pl. 26, fig. 11). En revanche, nous n'avons pas constaté la présence des fossettes gastriques chez les Leucosiidae, ni chez les formes à test lisse (*Leucosia*) ni chez celles à test érodé (*Lithadia*) ou granuleux (*Nucia*), et pas davantage chez les formes considérées comme primitives (*Pariphiculus*) ; nous n'avons pas vu, non plus, de phragmes saillants à la face interne du test sur leur éventuel emplacement. L'absence de fossettes gastriques (à vérifier chez les nombreux genres distribués dans plusieurs sous-familles) chez les Leucosiidae est un indice supplémentaire des caractères singuliers de ce groupe (en tout premier lieu, le système endophragmal ; voir ce chapitre) ainsi qu'un argument de plus pour lui assigner une place particulière.

Les fossettes gastriques, avec les phragmes invaginés à cet endroit, sont présentes chez les Brachyoures à orifices femelles coxaux (Crabes péditrèmes) : Dromiacea (*sensu* Balss, 1957), à savoir Dromiidae, Dynomenidae ; Homoloidea (tout au moins *Homola* et *Paromola* : pl. 26, fig. 9, 10, à contrôler chez *Latreillia* et aff.) ; et chez les Homolodromiidae. Les fossettes gastriques sont difficilement discernables chez les Tymolidae, et nous réservons notre opinion quant à leur présence chez ces Crabes. Les fossettes gastriques sont difficiles à voir chez certains Raninidae : par exemple chez *Ranina* (*Ranina ranina*), où il existe deux fentes longitudinales masquées par les épines du test et prolongées intérieurement par deux phragmes rigides, et aussi chez *Raninoides* et *Lyreidus*, où elles sont peu apparentes sur le test absolument lisse ; il conviendrait de vérifier leur présence chez les autres genres de Raninidae.

En résumé, nous avons localisé les fossettes gastriques chez tous les groupes de Brachyoures (ajoutons parmi les groupes non mentionnés : Geryonidae, Parthenoxystomata), sauf chez les Leucosiidae et peut-être chez certains Pinnoteridae. Une autre famille, celle des Hymenosomatidae, semble dépourvue des fossettes gastriques typiques ; mais leur absence ne surprend pas chez ces Crabes au test particulier, avec ses profonds sillons représentés intérieurement par des crêtes continues, et à l'aréolation de la face dorsale si peu habituelle ; il est certain que la disposition des régions gastriques et des muscles stomacaux est différente chez les Hymenosomatidae.

Une étude plus complète de la localisation des fossettes gastriques et des endophragmes correspondants fera l'objet d'un travail ultérieur. Nous n'en avons donné ici qu'un bref aperçu et il est évident qu'une revue détaillée des principaux genres de Brachyoures devient nécessaire : ainsi, nous ne pouvons pas affirmer que les fossettes gastriques sont présentes chez tous les Majidae ou chez tous les Xanthidae. Par ailleurs, il conviendra de rechercher si d'autres sillons de la carapace forment des invaginations ; de toute façon, chez aucun Crabe nous n'avons vu de phragmes aussi saillants que les deux phragmes gastriques mentionnés plus haut.

b) *Les lignes d'impressions musculaires*

Chez les Brachyoures, la fusion complète de la tête et du thorax aboutit à la disparition des muscles intersegmentaires ; la face dorsale ne possède pas les muscles nombreux et complexes qui

Source : MNHN, Paris

se trouvent chez des Décapodes à thorax segmenté. Néanmoins, divers systèmes musculaires s'insèrent sur la carapace et déterminent des impressions que jalonnent certaines lignes. Nous ne citerons ici que les principaux.

1. Le *musculus attractor epimeralis* réunirait le bord dorsal de la paroi pleurale thoracique (ou l'épimère — si l'on préfère ce terme) à la face interne de la carapace ; il s'insère à moitié sur la région urogastrique, à moitié sur le sommet de la région cardiaque, c'est-à-dire que sa surface d'insertion se place en partie dans le sillon appelé généralement branchiocardiaque, en partie en arrière de celui-ci. Les impressions de cette attache musculaire sont très marquées chez de nombreux Crabes : par exemple, on les distingue parfaitement, chez les espèces du genre *Trichia* de Haan (fig. 3, page de gauche) ainsi que chez celles du genre *Banareia* A. Milne Edwards (fig. 3, page de droite). Elles sont apparentes chez les Belliidae, dans le genre *Demania* Laurie (pl. 4, 5) et, en général, chez la plupart des Brachyoures.

2. Plusieurs muscles relient les parois de chaque cavité branchiale à la carapace. Les empreintes de ces muscles sont indiquées par des ponctuations ou taches dépigmentées et sont groupées le long de sillons, généralement arqués, qui limitent en avant chaque région épibranchiale. Ainsi, la voûte de la cavité branchiale se trouve rattachée à la carapace. Pearson (1908, p. 135) fait état des *muscles dorso-ventraux*, série de muscles issus de la voûte membraneuse de la cavité branchiale et qui permettent à cette dernière d'augmenter ou de diminuer son volume. On les sépare en muscles dorso-ventraux *antérieurs* et *postérieurs*. Nous renvoyons à Abrahamczik-Scanzoni (1942) qui a longuement décrit et figuré ce système musculaire. Drach (1939, p. 314, fig 8) a bien indiqué chez *Carcinus maenas* les zones d'attache qui « rendent solidaires du bouclier d'autres parties du squelette tégumentaire ».

3. Les *muscles abducteurs et adducteurs de la mandibule* (*cf.* Abrahamczik-Scanzoni, *loc. cit.*, p. 305), qui permettent le mouvement des mandibules, sont représentés sur la carapace par plusieurs surfaces d'insertion.

4. Les *muscles stomacaux*, qui s'insèrent en partie directement sur la carapace, en partie (muscles postérieurs) sur les deux phragmes invaginés à l'emplacement des fossettes gastriques (*cf. supra*).

c) *Les limites entre les principales régions de la carapace*

La face dorsale est plus ou moins aréolée chez les Brachyoures et un certain nombre de régions sont délimitées par des sillons (*cf. infra*, « Aréolation de la face dorsale »).

d) *Les alignements de granules, de tubercules ou de soies, les crêtes et les carènes*

Les régions de la face dorsale sont souvent délimitées par des alignements diversement ornementés. Nous avons peu de renseignements sur la structure de ces formations, notamment sur les éventuelles différenciations qui leur correspondent à la face interne du test.

e) *Les zones en creux ou les dépressions plus ou moins linéaires*

Ces formations semblent différentes des sillons, par définition étroits et profonds. Ce sont souvent des subdivisions secondaires (voir par exemple les espèces du genre *Banareia* A. Milne Edwards : fig. 3, page de droite).

f) *Les lignes d'exuviation ou de déhiscence* (linea de Boas)

Chez les Brachyoures, sur la face ventrale se situe une ligne (appelée « Epimeralnaht », soit ligne épimérienne ou pleurale, ou ligne latérale ; *cf. supra*), qui correspond à la zone de rupture au moment de la mue. L'homologie chez les Décapodes entre la *linea anomurica*, la *linea thalassinica*, la *linea dromiidica* et la *linea homolica* est loin d'être clairement établie, même s'il s'agit chaque fois de la ligne de déhiscence propre à chaque groupe désigné mais située différemment d'un groupe à l'autre.

Peut-on donner une interprétation métamérique des sillons de la carapace ? Comme nous l'avons vu au début de ce chapitre, pour H. Milne Edwards (1851) le sillon cervical représente la limite entre l'arceau céphalique (innervé par les nerfs des ganglions cérébroïdes et sus-œsophagiens), d'origine antennaire, et l'arceau scapulaire (innervé par les nerfs des ganglions post-œsophagiens), d'origine

Source : MNHN, Paris

mandibulaire. Parmi les sillons de la carapace, seul le sillon cervical pourrait être considéré comme la marque de séparation des deux tagmes, mais une étude approfondie reste à faire. Pearson (1908) tient aussi le sillon cervical pour la délimitation de la région céphalique et de la région thoracique.

Pour quelques paléontologistes, certains sillons représentent les traces de divisions intersegmentaires et nous renvoyons aux travaux de Glaessner (1930 ; 1933 ; 1960 ; 1969) et de Secretan (1964 ; 1966 ; 1972).

Cals (1972, p. 522) juge comme « aléatoire de vouloir délimiter des territoires métamériques en fonction d'origines topographiques musculaires, au moins dans le cas où une profonde adaptation éloigne l'exemple étudié du cas primitif ».

Les zones d'insertions musculaires sur la carapace peuvent néanmoins servir de point de repère pour déterminer les régions et, en cela, permettre des homologies. Une étude embryologique ainsi qu'une analyse détaillée de la morphogenèse tégumentaire sont tout à fait souhaitables.

Pour nous, chez les Brachyoures, les divisions métamériques les plus apparentes et les plus sûres se trouvent sur le sternum thoracique. Les quatre sutures postérieures y sont toujours marquées, plus ou moins complètement, et des phragmes s'invaginent à leur emplacement. C'est pourquoi, plus qu'à la carapace, nous avons consacré notre étude au plastron sternal (*cf.* le chapitre III).

2. *ARÉOLATION DE LA CARAPACE*

La carapace des Brachyoures est généralement parcourue de sillons. Certains — nous en avons ci-dessus fait mention — délimitent les principales régions ; ils sont, du reste, plus ou moins marqués, parfois obsolètes, de sorte que la face dorsale apparaît parfois complètement lisse et unie. Un certain nombre d'autres sillons peuvent être présents et correspondent à des subdivisions secondaires. Une face dorsale sillonnée, lobulée à l'extrême, peut caractériser un genre (par exemple *Paractaea* Guinot). Parfois, les sillons dorsaux s'approfondissent, sont recouverts par une pilosité formant une sorte de

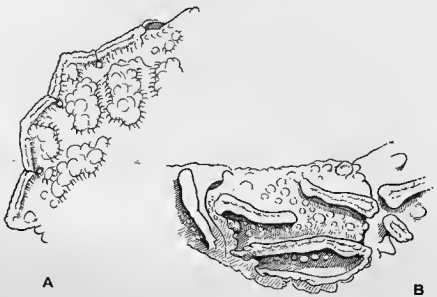


Fig. 8 A-B. — Ornementation de la carapace, du bord antéro-latéral et du chélipède chez *Pseudactaea multicristata* (Zehntner), ♂ 7 × 9,5 mm, Indonésie, Biaro, Exp. Dana, st. 3742, 6-7-1929, 11 m (UZMC). A, bord antéro-latéral formant une crête lamellaire, découpée en quatre lobes coalescents. On distingue les fissures interlobulaires et, à la base de celles-ci, les trous qui traversent la carapace dorso-ventralement. La face dorsale est aréolée, chaque aire étant granuleuse et garnie de soies sur son pourtour (x 10) ; B, carpe du chélipède droit, avec les hautes carènes qui délimitent des anfractuosités (x 10). (Pilosité non représentée).

Source : MNHN, Paris

toit et se prolongent sur la face ventrale dans la région sous-hépatique : un réseau de canaux est ainsi créé, qui joue certainement un rôle dans le maintien ou la circulation de l'eau respiratoire et sa canalisation vers les orifices afférents. Le genre *Banareia* A. Milne Edwards (fig. 3, page de droite) et le genre *Pseudactaea* Serène (fig. 8A, B) représentent de bons exemples de telles dispositions.

L'aréolation de la face dorsale peut être profondément modifiée dans certains genres. Nous avons particulièrement étudié à cet égard le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, petit groupe naturel très homogène tant par ses principaux caractères structuraux que par son faciès particulier, érodé-vermiculé. Le genre contient huit (peut-être neuf) espèces à faible répartition, souvent de vocation strictement insulaire. Toutes les régions habitées par les *Glyptoxanthus* sont peuplées de Coraux et il est probable que ces Crabes sont plus ou moins inféodés au récif, sans doute au Corail vivant.

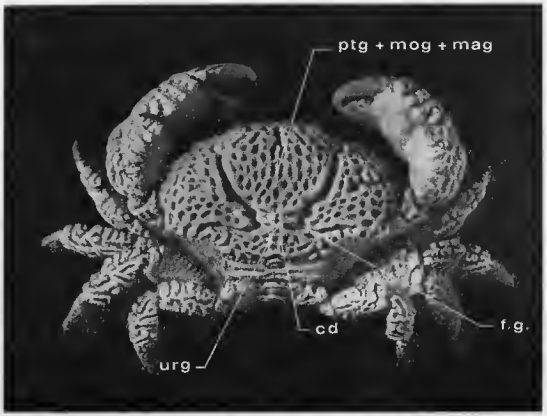


Fig. 9. — *Glyptoxanthus corrosus* (A. Milne Edwards), holotype de *Xantho corrosus*, ♂ 18,5 × 27 mm, îles du Cap Vert, St-Vincent, M. Bouvier 1869-68 (MP-B3015S) : vue dorsale.

cd, région cardiaque ; f.g., fossettes gastriques, de part et d'autre dans un sillon ; ptg + mog + mag, aire résultant de la fusion des régions protogastriques et métagastriques ainsi que du lobule mésogastrique ; urg, région urogastrique avec, en arrière, le sillon cervical.

Le test, abondamment sculpté avec des lobules foliacés, vermiculés, plus ou moins anastomosés, se creuse d'alvéoles, d'anfractuosités, selon des modalités diverses. L'aréolation principale est plus ou moins conservée, parfois tend à disparaître presque complètement, par suite de la réunion très poussée des diverses aires. C'est chez *G. corrosus* (A. Milne Edwards) (fig. 9), espèce endémique des îles du Cap Vert, que la fusion des diverses aires de la carapace et des lobules est la plus complète : l'aréolation est masquée, le test a une apparence alvéolaire, la face dorsale est seulement creusée d'une gouttière large, profonde et continue, à l'emplacement du sillon cervical et du sillon branchiocardiaque (Bou-

Source : MNHN, Paris

VIER, 1922, p. 65, 67, pl. 6, fig. 4, 6 ; MONOD, 1956, p. 219, 298). Pour BOUVIER (*loc. cit.*, p. 65), *G. corrosus* « est, de toute évidence, la forme la plus évoluée ».

Sur l'holotype, déposé au Muséum, des soies garnissent le fond et les bords de cette gouttière ainsi que le pourtour des alvéoles. On distingue les fossettes gastriques, de part et d'autre, dans le sillon qui limite en arrière le vaste massif composé par la réunion des aires protogastriques, de l'aire mésogastrique et des deux aires métagastriques ; le lobe étiré transversalement constitue l'aire urogastrique, séparée par un sillon incomplet de la région cardiaque (*cf.* fig. 9).

La valeur adaptative des caractères morphologiques qui déterminent le faciès des *Glyptoxanthus* semble double : d'une part, protection vis-à-vis des prédateurs par ressemblance avec le substrat corallien, dont les *Glyptoxanthus* imitent également la coloration ; d'autre part, avantage physiologique que représentent les anfractuosités et les gouttières du test, la pilosité qui borde celles-ci contribuant à la formation d'une sorte de réseau sous-jacent où l'eau est retenue, canalisée.

Chez les *Glyptoxanthus* on observe une étroite correspondance du corps et des pattes ainsi que des divers appendices entre eux ; toute la surface exposée montre un aspect uniforme, sans parties saillantes. Les chélipèdes sont appliqués contre la face ventrale, en laissant dégagées la partie antenno-orbitaire et une grande fraction de la région buccale ; les appendices forment un tout avec la carapace. Une ornementation similaire caractérise la face dorsale et aussi la face externe des appendices, la région sous-orbitaire, les mxp3, le sternum thoracique et l'abdomen, c'est-à-dire toutes les parties exposées du corps. Ces dispositions sont typiques des Crabes qui marchent sur les Coraux et doivent résister à de fortes vagues (SCHÄFER, 1954).

Dans l'ANNEXE C ci-après, nous révisons le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, dont toutes les espèces sont remarquables par l'aréolation et la sculpture de la carapace (*cf.* pl. 6).

Tous les *Glyptoxanthus*, en dépit de leurs différenciations variées, offrent un habitus similaire. L'unité du groupe étant prouvée à l'aide d'autres caractères, la forme de la carapace peut être utilisée subsidiairement comme critère de classement. Il n'en va pas de même pour d'autres genres, chez lesquels l'aspect de la face dorsale ne constitue pas un critère utile pour la discrimination générique. Ainsi, un même genre peut renfermer à la fois des espèces qui possèdent une carapace avec de nombreux sillons dorsaux provoquant une lobulation accentuée, et d'autres très peu sculptées ou lisses. Un exemple nous est fourni par le genre *Zosimus* Leach *in* DESMAREST [1], *char. emend.*, dont il faut exclure toutes les espèces qu'on lui attribue, sauf l'espèce type *Z. aeneus* (Linné) (*cf.* GUINOT, 1967*b*, p. 559, note ; 1971*a*, p. 1072 ; 1976) et auquel appartient certainement la *Platypodia actaeoides* (A. Milne Edwards). Le genre se présente sous deux formes. *Zosimus aeneus* offre une carapace sillonnée et subdivisée à l'extrême, tandis que *Z. actaeoides* montre un nombre réduit de sillons et une surface presque lisse, sans reliefs, seulement munie de nombreux faisceaux de soies. L'appartenance de ces deux espèces à un même genre est confirmée par l'identité des autres caractères, y compris la structure cristiforme des pattes ambulatoires.

3. *ORNEMENTATION*

L'ornementation du squelette tégumentaire externe est d'une variété extrême chez les Brachyoures : granules, tubercules, épines, carènes, bosselures, stries, ponctuations, etc. Autrefois, la discrimination générique se basait en grande partie sur ce caractère et notre systématique actuelle garde encore les traces d'une telle méthode de classement. Les caractères tirés de l'ornementation peuvent aider le taxonomiste averti en lui indiquant des affiliations possibles mais nous montrerons qu'il faut les utiliser avec précaution et fonder les conclusions sur d'autres affinités morphologiques, car l'ornementation, à elle seule, peut résulter d'une convergence. En ce qui concerne la discrimination spécifique, une étude comme celle de BOUVIER (1898) sur les *Xantho* des mers d'Europe, qui fait appel seulement à l'ornementation, constitue un exemple classique.

1. Le genre *Zosimus* doit être daté de 1823 (LEACH *in* DESMAREST, Dict. Sci. nat., 28, p. 228, note) et non de 1825. En 1818 (p. 7), LEACH avait mentionné ce genre mais sous une désignation non latinisée, Zosime, donc non utilisable dans la nomenclature.

Source : MNHN, Paris

Nous donnerons d'abord un exemple où la similitude de l'ornementation a fait croire à une parenté non justifiée, celle des genres *Actaea* et *Daira*. Puis, un autre exemple, celui de la position systématique des genres actuels *Dairoides* et *Daira* et du genre fossile † *Phrynolambrus*, nous servira pour illustrer l'utilité de l'ornementation en tant qu'indice d'une parenté phylogénétique.

Le fait que de nombreuses *Actaea* offrent un test analogue à celui des deux espèces du genre *Daira* de Haan a sans doute contribué à ce que les carcinologistes rangent les deux genres au voisinage l'un de l'autre. Nous avons montré (Guinot, 1967*b*) que, en dépit de cette similitude, *Daira* se situait loin d'*Actaea*, Xanthidae Xanthinae (*sensu* Balss, 1957). Il n'est pas étonnant de retrouver le même type d'ornementation dans des groupes éloignés, en l'occurrence chez *Actaea* et chez *Daira*. La Nature se répète. Il y a une limite au nombre des solutions morphologiques possibles à partir d'une organisation générale déjà fixée dans ses grandes lignes, d'un programme biologique dont les lois d'équilibre

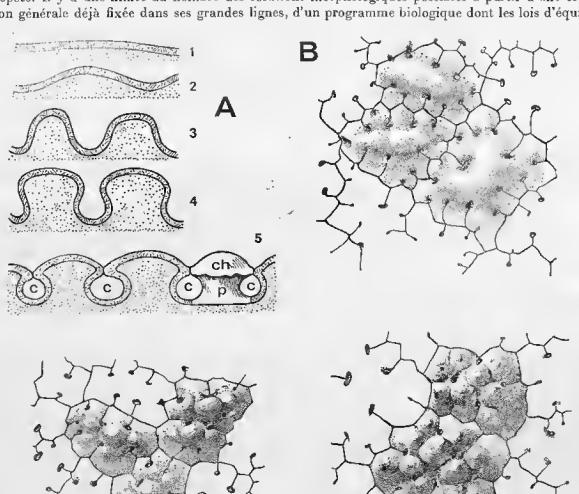


Fig. 10 A. — Schéma du processus hypothétique de la formation des ornements du test en forme de champignons. 1, test lisse ; 2, 3, soulèvement progressif du test ; 4, formation de champignons isolés ; 5, réunion des champignons par les bords de leur chapeau (ch) et formation de canaux (c) ; p, pédoncule du champignon.

Fig. 10 B-D. — Détail (× 22) d'une portion du test en mosaïque dans le genre *Actaea* de Haan, *char. emend.* B, *Actaea semblatae* Guinot, paralectotype, ♀ 16,7 × 20 mm, Japon, Franck coll. (MP) ; C, *A. catalai* Guinot, ♂ 12 × 16 mm, Nouvelle-Calédonie, Canal Woodin, 24 m, Catala leg. (MP) ; D, *A. savignyi* (H. Milne Edwards), ♂ 16 × 21,5 mm, canal de Suez, Lac Timsah, Monod det. (MP).

Source : MNHN, Paris

ne permettent pas des variations infinies quant aux « modèles » des réponses aux stimuli du milieu.

Une partie des *Actaea* de Haan, *char. emend.*, à savoir les *Actaea* du « groupe *savignyi-calculosa* » (*cf.* GUINOT, 1976) ont une ornementation caractérisée par la juxtaposition de plaquettes au contour pétaloïde, les parois de chaque « pétale » étant accolées à celles des « pétales » adjacents, sauf au niveau de certains interstices : l'aspect est celui d'une mosaïque percée de pores. Le test se compose donc d'une face externe (ou supérieure) composite et d'une face profonde, sous-jacente, où l'eau pénètre par les pores. A l'aide de photographies en gros plan, nous avons montré chez plusieurs espèces d'*Actaea* (pl. 2) les nombreux types d'ornements tuberculés et les diverses modalités de leur coalescence, extension et proéminence. Pour complément, nous publions ici un dessin du test chez trois espèces voisines : *Actaea savignyi* (H. Milne Edwards) (fig. 10D), *A. catalai* Guinot (fig. 10C) et *A. semblatae* Guinot (fig. 10B). Les *Actaea* qui possèdent une telle conformation du test composent un petit groupe naturel auquel il faudra peut-être réserver le nom d'*Actaea* sensu stricto. Ce sont des formes récifales et ces dispositions concourent certainement au maintien d'une certaine humidité sur le corps, à la circulation de l'eau respiratoire.

Un certain nombre d'espèces du genre *Actumnus* Dana (par exemple *A. tessellatus* Alcock, *A. miliaris* A. Milne Edwards, *A. margarodes* McGilchrist) ont une ornementation analogue, avec plaquettes accolées et percées de pores. Les liens entre *Actaea* et *Actumnus* sont assez lointains, bien que ces deux genres soient des Xanthidae (*sensu* BALSS).

Au terme de longues recherches, nous avons mis en évidence les affinités qui relient le genre *Daira*, déconcertant en raison de ses particularités, au genre *Dairoides* Stebbing (= *Asterolambrus* Sakai), Crabe énigmatique certainement apparenté aux Parthenopidae.

L'examen minutieux du tégument de *Dairoides* permet de mieux comprendre le processus par lequel a pu s'édifier un test comme celui de *Daira* et aussi des *Actaea*. Chez *Dairoides*, certains tubercules du test laissent apercevoir leur structure initiale ; chez *Daira* et chez *Actaea*, la coalescence des divers éléments est totale (sauf au niveau des nombreux pores), avec pour aboutissement le revêtement serré, singulièrement ornementé qui les caractérise.

Nous redécrivons brièvement le test de *Dairoides* et de *Daira* en apportant des précisions supplémentaires et en procédant à quelques modifications par rapport à nos explications et illustrations de 1967 (1967*b*, p. 544, 545, 549, 550, fig. 5-8).

La surface de la carapace de *Dairoides* (fig. 11 ; pl. 3, fig. 2, 2a, 2b) est composite : elle se présente comme une juxtaposition de plaques, de taille petite et sensiblement uniforme, plus ou moins coniques, de contour vaguement hexagonal et percées de pores (fig. 11A). A l'observation, chaque plaque se révèle soutenue par un pédoncule trapu et forme, avec lui, une sorte de champignon (fig. 11B). Les chapeaux de ces champignons sont pétaloïdes ; les bords des « pétales » sont accolés deux à deux et s'écartent, à la base, en constituant un pore, de diamètre très variable (fig. 11D). La partie centrale du chapeau est plus ou moins saillante, et l'ensemble apparaît parfois comme une élévation conique, entourée d'orifices (pores). Les parois des chapeaux des champignons sont elles-mêmes coalescentes sur tous leurs côtés (exceptionnellement, le fusionnement est incomplet et il subsiste des fentes) ; la surface des chapeaux consiste en de petits granules augmentant de taille vers le sommet. Étant formé par une invagination très prononcée de la face interne de la carapace, le pied du champignon est creux et se présente, en coupe, comme une voûte plus ou moins haute (fig. 11C). Par endroits, la cuirasse formée par les chapeaux accolés est interrompue, ce qui laisse voir la face profonde sur laquelle sont, çà et là, implantés quelques champignons isolés. Les champignons isolés (fig. 11E) sont plus courts et ont un chapeau aplati, dont le pourtour se prolonge en de nombreuses expansions filiformes, au lieu de larges « pétales ». De semblables expansions se retrouvent partout où le bord du chapeau des champignons est libre (fig. 12).

L'eau pénètre par les pores de la face externe et se répand librement sous celle-ci jusque sur la face profonde, entre les pédoncules qui limitent tout un réseau de canaux. Cette eau peut s'écouler sur le pourtour de la carapace, aussi bien par la région rostrale, les bords latéraux et le bord postérieur, en passant sous des sortes de ponts constitués par une ou plusieurs rangées de champignons coalescents, à pédoncules espacés. De profondes rigoles vermiculées, garnies de champignons isolés, occupent les régions sous-hépatiques, ptérygostomiennes et latéro-ventrales : l'eau doit y être canalisée jusqu'aux orifices afférents, c'est-à-dire à la base des p1 et, sans doute, aussi à la base des autres appendices thoraciques (fig. 12).

Sur la face dorsale, des rigoles, analogues aux précédentes, entaillent le test. Chez *Dairoides kusei* (pl. 3, fig. 2, 2a, 2b) sont présentes : une rigole longitudinale impaire dans la région frontale ; une autre, incurvée

Source : MNHN, Paris

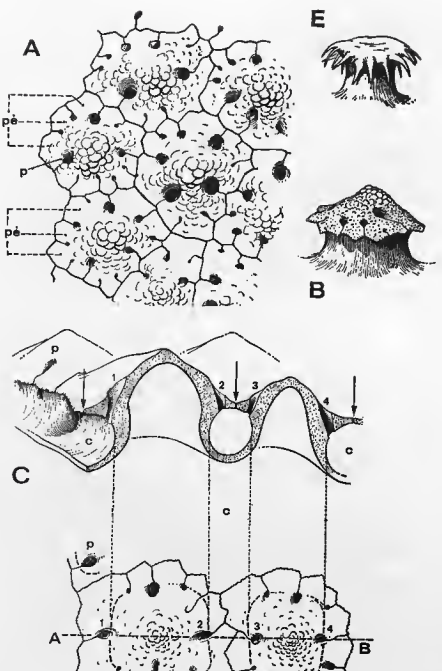


FIG. 11 A-E. — *Dairoides margaritatus* Stebbing, ♂ 32,3 × 42,2 mm, Zululand, BARNARD det. (SAM-A1606). A, vue grossie d'une portion du test de la face dorsale de la carapace (× 16) ; B, représentation d'un champignon pétaloïde dont, sur le test, le chapeau est coalescent par tous ses côtés avec d'autres chapeaux (× 9). On distingue le chapeau et le pédoncule du champignon, ainsi que les pores ; C, coupe transversale de deux champignons coalescents (coupe AB de la figure D) (× 16). La texture des champignons n'a pas été représentée. Les flèches indiquent la ligne de coalescence des chapeaux des champignons ; D, deux chapeaux de champignons coalescents (× 16). Les canaux représentés en coupe sur la figure C sont signalés par un pointillé ; E, un champignon isolé (× 9).

c, canal ; p, pores ; pé, pétale des chapeaux ; 1, 2, 3, 4 : pores en coupe (fig. C) ou pores placés sur la ligne de coupe (fig. D).

Source : MNHN, Paris

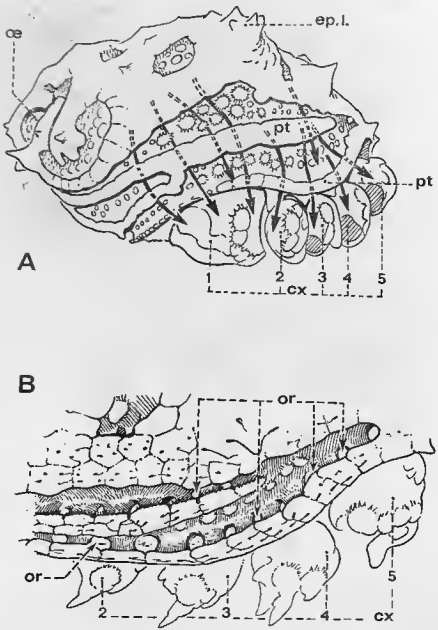


FIG. 12 A-B. — Circulation supposée de l'eau sur la carapace et sa canalisation vers les coxae des pérélopodes thoraciques chez *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 59 mm de large (front cassé), Japon, Kü Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (Pilosité non représentée). A, vue latérale montrant le trajet de l'eau et son passage, depuis la face dorsale vers les coxae, sous des « ponts » formés par la juxtaposition linéaire d'ornements pétaloïdes (× 2) ; B, chez le même animal, détail grossi des rigoles et des « ponts » de la face latéro-ventrale (× 4).

cx, coxa des appendices thoraciques p1 à p5 ; ep.l., épine latérale ; oe, œil ; or, orifice de sortie de l'eau vers les coxae ; pt, « ponts ». Les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau vers les coxae.

et très développée, de part et d'autre de la région gastrique ; une dans chaque région hépatique ; une sous-orbitaire ; deux, réduites (surtout l'antérieure), le long du bord latéral dans la région branchiale ; une impaire, intestinale.

Il semble que, chez *Dairoides margaritatus*, ces rigoles soient moins nombreuses sur la face dorsale ; aussi la couverture apparaît-elle plus dense.

Source : MNHN, Paris

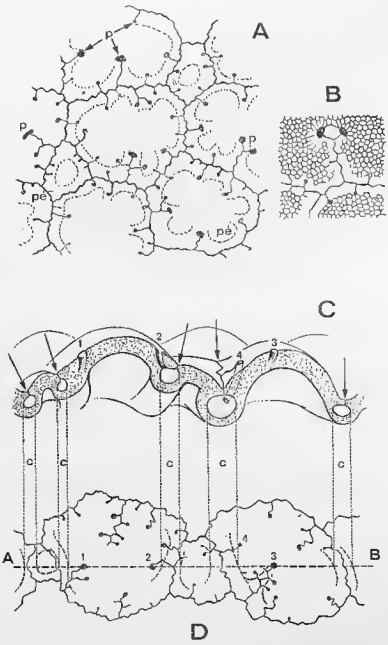


FIG. 13. — *Daira perlata* (Herbst), ♀ 27 × 38,2 mm, Tahiti, FORBST et GUINOT det. (MP). A, vue grossie d'une portion du test de la face dorsale de la carapace (× 9). En pointillé, représentation des canaux sous-jacents ; B, texture de la surface consistant en une mosaïque de minuscules polygones (× 15) ; C, coupe transversale de champignons coalescents (coupe AB de la figure D) (× 9). Les flèches indiquent la ligne de coalescence des chapeaux des champignons ; D, chapeaux de champignons coalescents.

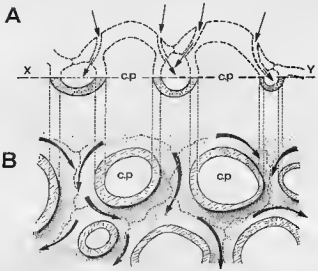
c, canal ; p, pores ; pé, pétale des chapeaux ; 1, 2, 3 : pores en coupe (fig. C) ou pores placés sur la ligne de coupe (fig. D) ; 4, pore.

L'ornementation de *Daira*, dont les deux espèces sont pourtant assez communes, n'a pas été bien décrite.

Comme nous l'avons indiqué en 1967 (1967*b*, p. 549, fig. 7-8), le test de *Daira* semble bâti sur le même type que celui de *Dairoides*, mais il a subi des modifications. La surface se présente comme un assemblage de

Source : MNHN, Paris

14



15

Fig. 14. — Face interne de la carapace (région mésogastrique) chez *Daira perlata* (Herbst) (× 3).

Fig. 15 A-B. — Chez *Daira* de Haan et *Dairoides* Stebbing, représentation hypothétique de l'admission et de la circulation de l'eau dans le réseau de canaux sous-jacents. A, représentation schématique des chapeaux de champignons, montrant l'arrivée de l'eau dans les canaux par les pores des chapeaux ; B, après suppression de la couche superficielle des chapeaux (figurée en pointillé sur le figure A), figuration de la circulation de l'eau à l'intérieur des canaux. Le contour des chapeaux enlevés est indiqué en pointillé.

c.p, coupe du pédoncule de champignon ; XY, plan de coupe parallèle à la surface et passant au milieu des canaux.

Source : MNHN, Paris

plaques, de taille très inégale, qui sont des chapeaux de champignons accolés. Les plus vastes de ces chapeaux sont soulevés en de gros mamelons, disposés sur la face dorsale selon l'aréolation classique (pl. 3, fig. 3, 4) ; d'autres, plus petits et plus plats, s'intercalent le long des sillons de la carapace. Ces différentes sortes de chapeaux sont formées d'une mosaïque de minuscules polygones (fig. 13B). Comme chez *Dairoides* (fig. 12A), chaque chapeau est pétaloïde et comporte un certain nombre de pores. L'entaille qui sépare deux « pétales », toujours simple chez *Dairoides*, est assez fréquemment ramifiée chez *Daira*, d'où l'existence de pores multiples (fig. 13C, D, *1*, *2*, *3*). En outre, chez *Daira*, les pieds des champignons sont extrêmement courts et aussi très élargis, à peine moins larges que les chapeaux, de sorte que ne subsistent entre eux que des intervalles réduits. La face interne de la carapace (fig. 14 ; pl. 3, fig. 3b) se présente comme un réseau de nervures enserrant de profondes empreintes. Ces nervures sont des canaux, et les empreintes représentent la face interne des mamelons. Vus par la face interne de la carapace, les canaux se situent sous la ligne de coalescence des chapeaux de champignons. Les sillons principaux de la face dorsale correspondent aux nervures les plus importantes de la face interne.

Dans les deux genres *Dairoides* et *Daira*, le mécanisme de l'absorption et de la circulation de l'eau dans le réseau de canaux est le même (fig. 15). Chez *Daira*, l'eau qui pénètre par les pores percés dans l'épaisseur des mamelons débouche dans les canaux sous-jacents à la base des champignons, les uns larges qui suivent les principaux sillons de la carapace (sillons gastriques, branchiaux, etc.), les autres plus petits, secondaires, qui correspondent aux subdivisions, au contour des bosselures de la face dorsale. Sur la face ventrale de la carapace, le long des bords latéraux, des pores sont également présents : il y a, en particulier dans la région sous-hépatique, l'orifice de 2-3 gros canaux qui débouchent sur les flancs et amènent l'eau à proximité des orifices afférents. Chez *Daira*, contrairement à *Dairoides*, aucune rigole n'entaille la carapace.

Les deux espèces de *Daira* sont connues comme récifales : *D. perlata* (Herbst), indo-pacifique, et *D. americana* Stimpson, de la côte pacifique américaine. Chez l'une et l'autre, la structure du test est similaire, à la différence que, chez *D. americana* (pl. 3, fig. 4, 4a), les mamelons de la face dorsale sont plus arrondis, moins nombreux, localement fusionnés (2-3 mamelons) et que, en outre, un duvet épais entoure les mamelons ou groupes de mamelons, percés sur leur pourtour de nombreux petits pores. Les soies plumeuses sont insérées dans des sillons occupés par des plaquettes étroites et non saillantes, munies de pores très apparents, une fois la pilosité enlevée. Chez *Daira perlata* (pl. 3, fig. 3, 3a), l'aréolation générale est plus visible et les sillons interlobulaires sont glabres.

Quelques espèces fossiles ont été attribuées au genre *Daira* (= † *Phymatocarcinus* Reuss). A noter que Rathbun (1945, p. 379, pl. 59, E-H) a attribué à l'espèce actuelle *D. perlata* plusieurs échantillons des îles Fidji (Lau Group) trouvés dans des formations néogènes (Miocène) : le test paraît analogue à celui que nous avons décrit. Chez † *Daira depressa* (A. Milne Edwards, 1865*a*, p. 367, pl. 33, fig. 2), du Tertiaire d'Italie, l'ornementation (*cf.* p. 17, fig. 8) semble également être caractéristique du genre *Daira*. † *Daira speciosa* (Reuss) (*cf.* Lörenthey-Beurlen, 1929, p. 197, pl. 12, fig. 10, 11 ; Bachmayer, 1953, p. 252), du Miocène (Tortonien) d'Autriche et de Hongrie, où les sillons dorsaux sont bien visibles, offre sans doute une ornementation de même type. † *Daira eocenica* (Lörenthey, 1898) (*cf.* Lörenthey-Beurlen, 1929, p. 195, pl. 12, fig. 1, 3, 7), de l'Éocène supérieur de Hongrie, montre, sur la face dorsale, des ornements nombreux et saillants dont on se demande s'ils portent des pores et possèdent la conformation dépeinte plus haut (*cf.* pl. 17, fig. 7).

De toute façon, une ornementation aussi spécialisée que celle rencontrée chez les *Daira* actuelles existait peut-être déjà chez des formes du début du Tertiaire. On peut supposer qu'une telle conformation dérive de celle que nous avons décrite dans le genre *Dairoides*. Nous avons auparavant émis l'hypothèse que le Crabe † *Phrynolambrus corallinus* Bittner, 1893 (p. 19, pl. 2, fig. 3), de l'Éocène supérieur (Priabonien) de Hongrie, était apparenté au genre *Dairoides* en raison de structures similaires (pl. 3, fig. 1). Or, confirmation non négligeable, le test de cette forme fossile, qui a été soigneusement décrit lors de l'établissement de l'espèce et figuré en gros plan (que nous représentons ici pl. 3, fig. 1a), est aussi particulier que celui des deux espèces de *Dairoides* (fig. 11, 12 ; pl. 3, fig. 2). Bittner (*loc. cit.*) a observé des petites plaques hexagonales, irrégulières, d'environ 2 mm de diamètre ; du bord de ces plaquettes, et pénétrant à l'intérieur de celles-ci, partent des invaginations. Le paléontologiste constate l'existence de cette curieuse ornementation sur les parties non endommagées du test, lequel « donne l'impression d'être couvert d'une colonie de Bryozoaires » : en effet, les zoécies de Bryozoaires appa-

Source : MNHN, Paris

raissent souvent comme des plaquettes étroitement accolées, dont toutes les parois sont communes et perforées par des orifices (septules). Cette analogie avec le squelette des Bryozoaires concerne non seulement le genre fossile *Phrynolambrus* mais aussi *Dairoides*, *Daira*, les *Actaea* du « groupe *savignyi-calculosa* » et, sans doute, bien d'autres Crabes.

Bittner (*ibid.*) ajoute que, là où le « lambrissage » de la couche externe a disparu sur le fossile, on distingue des formations cylindriques et basses ou des bâtonnets courts et épais, espacés : il s'agit manifestement des pédoncules des ornements en forme de champignon dont le sommet a été abrasé au cours de la fossilisation.

Lörenthey-Beurlen (1929, p. 154, pl. 7, fig. 6, 7, 9, 10), qui ont retrouvé *Phrynolambrus corallinus* dans des calcaires à Nummulites bongrois, datés à peu près de la même époque (Bartonien inférieur), n'ont pas observé correctement l'ornementation spéciale de ce fossile et donnent une interprétation erronée de la structure du test : les « pores » serviraient à l'insertion des soies en crochet devant permettre le camouflage. Pour ces deux auteurs comme pour Bittner et, plus récemment, pour Roger (1954, p. 354, pl. 9, fig. 8C) et pour Via (1969, p. 408), † *Phrynolambrus* [1] est un Parthenopidae. Glaessner (1969 p. R506, fig. 317) met ce genre fossile en synonymie avec *Pseudolambrus* Paulson, 1875 (sous-genre de *Parthenope* Weber). Sans aller aussi loin, nous reconnaissons d'étroites affinités entre certains Parthenopidae actuels et *Phrynolambrus*. Ces affinités sont démontrées par la synapomorphie. La conformation du test fait apparaître ce qui pourrait n'être qu'une convergence mais qui, en l'occurrence, constitue une disposition morphologique provenant d'une origine commune. On observe, par exemple chez *Platylambrus echinatus* (Herbst), des ornements en forme de champignon, à chapeaux pétaloïdes et ayant tendance à se fusionner localement. Rathbun (1906, p. 884, pl. 15, fig. 1, 2) a décrit une espèce, *Platylambrus stellatus*, où la surface de la carapace et des chélipèdes est munie d'une dense couverture de granules aplatis, serrés, étoilés : nous nous demandons si, chez ce Crabe, il existe des pores analogues à ceux de *Phrynolambrus*, de *Dairoides* et de *Daira*. Nous expliquerons dans un autre chapitre comment l'on peut envisager la position taxonomique de ces divers genres.

Pour terminer, nous ferons observer que l'ornementation du test peut être la même sur la face dorsale, les chélipèdes, les pattes ambulatoires et, en presque totalité, sur la face ventrale : c'est par exemple le cas du genre *Glyptoxanthus* (fig. 9 et pl. 6), où toutes les surfaces exposées du corps offrent le même aspect (seules la face interne des appendices et la région ptérygostomienne, sur laquelle s'appuient les chélipèdes, ne sont pas sculptées).

Dans d'autres cas, il n'y a pas uniformité de l'ornementation. Chez *Daira* (pl. 3, fig. 3, 4), les plaquettes coalescentes de la face dorsale, saillant comme des mamelons, se retrouvent sur les chélipèdes, tandis que, sur les pattes ambulatoires, près du bord supérieur, elles proéminent sous forme de tubercules pointus ; sur la face ventrale, la disposition en mosaïque percée de pores apparaît comme émoussée, avec des plaques très petites, aplaties, extrêmement confluentes, et n'est présente que localement, notamment près des bords latéraux de la carapace, près des orbites, sur le plastron sternal, sur l'abdomen mâle, sur l'abdomen femelle (sauf sur ses bords). Chez *Dairoides*, le test ne forme une couverture (incisée par des rigoles) que sur la face dorsale (pl. 3, fig. 2) ; ailleurs (pl. 17, fig. 9), règnent les éléments en forme de champignon avec expansions filiformes ou pétaloïdes, soit isolés, soit soudés par leur chapeau de sorte qu'ils forment des amas plus ou moins grands ou des rangées constituant des ponts très caractéristiques (fig. 12, 27) ; sur les chélipèdes (pl. 17, fig. 10) et sur les pattes ambulatoires s'élèvent, en plus, des tubercules extrêmement pointus, à paroi lisse, dont la base est parfois entourée par des ornements fungiformes.

On ne peut qu'être à nouveau frappé par les phénomènes de convergence, par l'apparition chez des Crabes, systématiquement éloignés mais à biotope et mode de vie similaires, d'un même faciès ou de mêmes dispositions anatomiques.

1. Une deuxième espèce a été attribuée au genre † *Phrynolambrus*, † *Phrynolambrus weinfurteri* Bachmayer, 1953 (p. 247, pl. 3, fig. 4, 4a), du Tortonien autrichien. Nous ne pensons pas que cette espèce puisse être laissée dans ce genre car de nombreux caractères la séparent de l'espèce type, † *P. corallinus* Bittner. On notera que le test de † *P. weinfurteri* n'est pas constitué de petites plaquettes perforées par des pores.

Source : MNHN, Paris

4. *ANNEXES*

ANNEXE A : GENRE DEMANIA *LAURIE*

Nous allons maintenant réviser d'une manière critique plusieurs espèces de Crabes xanthoïdes, qui ont été rangées dans un genre inadéquat ou disséminées dans divers genres, et les faire entrer dans un genre unique où elles constituent un petit groupe naturel. A la seule vue de leur habitus, elles apparaissent au premier abord assez différentes, mais un examen plus poussé montre l'unité du groupe en question, à savoir le genre *Demania* Laurie, 1906. Même si l'on considère seulement la forme de la carapace et du bord antéro-latéral, l'ornementation et la morphologie des péréiopodes, on constate que, entre les deux espèces les plus éloignées, les autres se placent comme des formes intermédiaires.

C'est en 1969 (1969*b*, p. 234-237) que nous avons commencé à réviser le genre *Demania*, en lui rattachant plusieurs espèces, et avons décrit une espèce nouvelle. En 1971 (1971*a*, p. 1074-1075), nous avons publié la liste des *Demania* que nous avons reconnues [1].

En premier lieu, il convient d'exclure du genre américain *Lophoxanthus* A. Milne Edwards, 1879, toutes les espèces indo-pacifiques qui lui ont été rattachées de façon erronée, soit au rang de genre, soit au rang de sous-genre du genre *Xantho* Leach. Le genre *Lophoxanthus* n'est plus, de ce fait, représenté que par son espèce type, *L. lamellipes* (Stimpson, 1860) (*cf.* Rathbun, 1930, p. 317, pl. 148, fig. 3, 4 ; Hult, 1938, p. 13 ; Garth, 1946*a*, p. 451, pl. 77, fig. 5 ; 1948, p. 41 ; Crane, 1947, p. 77) ; il s'étend sur la côte pacifique, de la côte occidentale du Mexique à l'Équateur, en même temps qu'il paraît commun aux Galapagos. Les affinités du genre *Lophoxanthus* (pl. 5, fig. 8) sont à rechercher vers le genre *Panopeus* et ses alliés, ainsi que le montre la morphologie de la première paire d'appendices sexuels mâles (fig. 27B, B1) : nous plaçons *Lophoxanthus* parmi les Panopeinae.

En revanche, les espèces, autres que *lamellipes*, rapportées à *Lophoxanthus* ou à *Xantho* (*Lophoxanthus*) [2], doivent être naturellement introduites dans le genre *Demania* Laurie. Ce genre, à l'origine monospécifique, avec seulement une espèce de Ceylan, *D. splendida* Laurie, 1906, jamais retrouvée depuis sa description, et mal connu jusqu'à nos remarques préliminaires (*cf.* Guinot, 1969*b*, p. 234-237 ; 1971*a*, p. 1074-1075), accueille maintenant un grand nombre d'espèces et se présente comme très homogène quant à ses caractères fondamentaux. La carapace, les péréiopodes et l'ornementation des *Demania* montrent une variabilité certaine ; néanmoins, certains traits, même superficiels, se retrouvent dans le genre ainsi unifié.

Le genre *Demania* est défini par les caractères de son espèce type, *D. splendida* Laurie, dont le spécimen type, une femelle récoltée par Herdman, que nous avons examinée, se trouve au British Museum. Le Dr R. Serène a découvert deux autres exemplaires au Musée de Colombo. Les principaux traits génériques de *Demania* sont à chercher principalement sur la face ventrale, partie antérieure, et sur le plastron sternal (fig. 16A), dont nous donnons ici une figure chez une autre espèce, plus commune, semble-t-il, que les autres, *D. scaberrima* (Walker). Dans le genre *Demania*, le pl2 est court et de nature xanthienne ; le pl1 offre un aspect uniforme chez toutes les espèces, aux différences spécifiques près (*cf.* fig. 17).

La ressemblance de *D. splendida* avec le genre *Zosimus* Leach, en particulier avec *Z. aeneus* (Linné), tient à une sculpture quelque peu similaire de la face dorsale et des chélipèdes ainsi qu'au

1. Pendant l'élaboration du présent travail, trois espèces ont été décrites par J. S. Garth, qui ne fait pas état de notre article de 1969 : ce sont *Demania toxica* Garth, 1971, forme toxique originaire des Philippines, que nous mentionnons ici, ainsi que *D. alcalai* Garth, 1975, et *D. macneilli* Garth, 1976, que nous n'avons pas encore pu comparer aux *Demania* déjà connues.

2. Le *Lophopanopeus crosus* Parisi, 1916, du Japon, placé dans le genre *Lophoxanthus* par Menzies (1948, p. 21, pl. 4, fig. 33), est à rattacher au genre *Medaeops* Guinot, plus précisément à *M. granulosus* (Haswell) (*cf.* Guinot, 1967*a*, p. 366).

Source : MNHN, Paris

caractère cristiforme des pattes ambulatoires : ces similitudes ne sont guère significatives et ne peuvent servir à rapprocher les deux genres.

Nous allons maintenant passer en revue toutes les espèces que nous regroupons dans le genre *Demania*, en montrant les changements de l'habitus de la carapace ainsi que du front, des péréiopodes, de l'ornementation. Nous prendrons comme point de départ *D. splendida* et nous nous écarterons progressivement de cette forme. A cette occasion nous décrirons deux espèces.

Demania splendida Laurie, 1906 (p. 397, pl. 1, fig. 8, pl. 2, fig. 1), exclusivement connue de Ceylan, a été simplement mentionnée par Balss (1938*b*, p. 51), qui avait soupçonné une parenté avec son *Xantho reynaudi* var. *cultripes* Alcock, 1898, puis par Buitendijk (1950, p. 78) qui laisse *splendida* à part ; enfin, elle a été étudiée par Serène (1969, p. 1, fig. 1, pl. 1). *D. splendida* (pl. 4, fig. 1) offre une carapace à bord antéro-latéral arrondi, seulement lobé, un front saillant sous forme de deux pointes proéminentes (pl. 4, fig. 2), des pattes ambulatoires carénées, avec notamment le carpe et surtout le propode foliacés sur p4 et p5 (pl. 4, fig. 3*a*). La face dorsale porte de grands lobules d'apparence polie ; des ornements squamiformes garnissent la partie postérieure de la carapace et les pinces (pl. 4, fig. 3*b*). Le pl1 (fig. 17A) n'est connu que chez un jeune mâle de 15 × 17 mm.

☆*Demania toxica* [1] Garth, 1971 (p. 179-183, pl. 1), espèce toxique découverte aux Philippines, est proche de *splendida* par la forme arrondie du corps (pl. 4, fig. 4) ; le front est saillant, mais sous forme de deux lobes et non de deux pointes. Il y a quelques ornements squamiformes à l'arrière de la face dorsale, mais surtout sur le carpe et la main des chélipèdes. Les pattes ambulatoires sont cristiformes comme chez *splendida*, mais aucun article ne présente un aspect foliacé comme chez cette dernière espèce. Le pl1♂ (fig. 17E) offre un lobe apical à peine incurvé et peu effilé à l'extrémité.

Demania rotundata (Serène, 1969, *apud* Guinot, 1969*b*, p. 235, note) a été établie d'après trois spécimens récoltés au chalut sur les côtes de Taïwan. C'est encore une forme à carapace (pl. 4, fig. 5) tout à fait arrondie, et cela d'autant plus que le front, composé de deux lobes jointifs et peu sinueux, ne s'avance pas. Aux ornements squamiformes des autres espèces ont fait place, sur la face dorsale et sur les chélipèdes, des tubercules (à tendance localement squamiforme). Les pattes ambulatoires sont cristiformes et cylindriques, nulle part foliacées comme chez *D. splendida* ; à la différence de *D. toxica*, où il est entier et lisse, le bord supérieur du mérus porte une carène granuleuse, principalement sur le mérus de p4 et p5. Le pl1 (fig. 17C, C1) offre un lobe non replové et porte de longues soies plumeuses.

Comme nous l'avons signalé (*ibid.*, p. 235, note), nous rattachons à *D. rotundata* deux échantillons : un spécimen récolté aux Philippines (Pujada Bay, 218 fath.) par l' « Albatross » et déterminé à tort *Lophozanthus reynaudi cultripes* par Buitendijk (USNM 91629) ; un exemplaire mâle, originaire de Bornéo (côte N.W.) et également déterminé *Xantho reynaudi cultripes* (BM).

Demania japonica Guinot, 1977 (1977*a*, p. xix, pl. 6, fig. 6). Nous avons publié avec quelque hésitation ce nom nouveau pour le *Xantho reynaudi cultripes* Sakai (*nec* Alcock, 1898), 1939, p. 461, pl. 10, fig. 2. C'est une *Demania* japonaise, que nous n'avons pas examinée et très proche de *D. rotunda* (Serène). Mais elle diffère de celle-ci par le corps encore plus arrondi, notamment par le dernier lobe antéro-latéral absolument dénué de pointe ou saillie, complètement arrondi, et par p5 dont le propode et le carpe sont, semble-t-il, plus courts, plus trapus, un peu foliacés (pl. 4, fig. 6). *D. japonica* est signalée par Sakai (*loc. cit.*) comme vivant entre 100 et 200 m. On ne peut savoir à quelle espèce appartient le *Xantho cultripes*, de mer de Chine orientale, cité par Takeda et Miyake (1968*b*, p. 553) qui se réfèrent non seulement à Alcock, 1898, mais aussi à Sakai, 1939.

A l'inverse des précédentes, les espèces de *Demania* révisées ci-après ont un bord antéro-latéral non plus simplement fissuré et orné de lobes jointifs mais découpé en dents souvent proéminentes.

Demania reynaudi (H. Milne Edwards, 1834, p. 392) a été récoltée dans l'océan Indien par Reynaud, d'où son nom originel de *Xantho Reynaudii*. Le type, étiqueté « mer des Indes », est conservé au Muséum à Paris (MP-B3027S). Il s'agit d'une espèce mal connue, parce que non figurée ; Odhner (1925, p. 79, 84), qui a identifié *Xantho reynaudi* à *X. scaberrimus* Walker, 1887, a ouvert la voie à une synonymie erronée, empruntée encore récemment par Takeda et Miyake (1969*a*, p. 456) à propos d'une *Demania* de Taïwan dont nous ne pouvons reconnaître l'identité. Les deux espèces sont pourtant bien distinctes. *D. reynaudi* (pl. 5, fig. 1) offre une face dorsale à régions bosselées, couvertes d'ornements à tendance squamiforme, et un bord antéro-latéral armé

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

Source : MNHN, Paris

de dents triangulaires et tuberculeuses ; les pinces sont garnies sur le carpe et le propode de tubercules assez forts mais émoussés, un peu squamiformes, ailleurs plus proéminents ; les pattes ambulatoires (de p2 à p5), cylindriques et à la surface d'aspect chagriné, ont sur le mérus une rangée caractéristique de grosses dents arrondies.

Demania squamosa Guinot 1977 (1977*a*, p. 20, fig. 77D, D1, pl. 7, fig. 2). Deux spécimens (pl. 5, fig. 2), signalés par ANDRÉ (1931, p. 649) du golfe du Tonkin (Donghoi) sous le nom de *Medaeus Reynaudi*, sont très proches de *reynaudi* mais en diffèrent notamment par les dents antéro-latérales plus arrondies, par la face dorsale ornée d'éléments plus aplatis, notablement émoussés. Les pinces et les pattes ambulatoires sont analogues à celles de *reynaudi* ; les dents du mérus de p2 à p5 semblent cependant un peu moins élevées et non dirigées vers l'avant. L'apex du pl1♂ (fig. 17D, D1) offre un lobe reployé et porte quelques longues soies plumeuses. Nous avons donné le nom de *squamosa* à cette *Demania*.

A certains égards, ces deux spécimens rappellent *D. baccalipes* (Alcock) (*cf. infra*), mais la carapace de *squamosa* demeure plus sculptée ; des ornements squamiformes, émoussés mais presque partout présents, garnissent la région gastrique, qui n'est donc pas lisse comme sur notre *D. baccalipes*? du détroit de Malacca (pl. 4, fig. 9). Tant que le type cingalais de *baccalipes* n'aura pas été retrouvé ou, à la rigueur, qu'un échantillon topotypique n'aura pas été découvert, le statut de cette espèce restera incertain.

Demania scaberrima (Walker, 1887, p. 109, 115, pl. 7, fig. 1-4), décrite de Singapour sous le nom de *Xantho scaberrimus*, a été relativement plus souvent récoltée que les autres espèces. Par la forme générale de sa carapace, elle ressemble beaucoup à *reynaudi* mais, en revanche, des différences importantes affectent l'ornementation. La face dorsale de *D. scaberrima* (pl. 5, fig. 5-7) porte des tubercules pointus sur les bords, un peu squamiformes au centre, gros et arrondis postérieurement ; les tubercules des pinces sont bien séparés et aigus, nulle part émoussés. Les pattes ambulatoires sont assez abondamment ornementées : mérus de p2 à p4 caréné, dentelé distalement ; mérus de p5 armé de dents petites mais pointues ; carpe et propode de p2 à p5 garnis sur le bord supérieur de dents aiguës, parfois réunies par deux ou même trois, d'où un aspect tronqué ; surface des articles (sauf le mérus de p2 à p4) couverte de granules ou d'aspérités ; propode de p5 avec le bord inférieur arqué et donc d'aspect légèrement foliacé.

L'une des variations rencontrées chez *D. scaberrima* concerne le bord des pattes ambulatoires, où les dents ont tendance à se fusionner plus ou moins jusqu'à ne former que 2-3 larges dents ou même une carène presque entière (fig. 16B-E, concernant un grand *Xantho scaberrimus* de Nagasaki, déposé au Musée de Copenhague). La présence d'une carène fait que la largeur de certains articles des pattes peut sembler plus grande sur les exemplaires ainsi caractérisés que chez ceux où les dents demeurent séparées, et un aspect foliacé peut en découler (fig. 16E). La symétrie n'est pas la règle, l'ornementation des pattes à gauche et à droite n'étant pas similaire. CHEN (1933, p. 102) indique sur des *scaberrimus* de Ceylan (mais s'agit-il bien de *scaberrimus* ?) une asymétrie marquée de la crête des pattes ambulatoires.

L'ornementation de la face dorsale ne semble pas absolument conforme chez tous nos échantillons, de provenances diverses : elle est plus ou moins saillante et arrondie, localement vermiculée (par fusion de tubercules) ou un peu squamiforme. Sur un même spécimen, les dents antéro-latérales peuvent être plus marquées à droite qu'à gauche, par exemple chez le *Xantho* (*Lophoxanthus*) *scaberrimus* (♂ 46 × 59 mm, East coast of the Malay Peninsula) (ZMA) déterminé par DE MAN (1929, p. 108) et figuré ici (pl. 5, fig. 6).

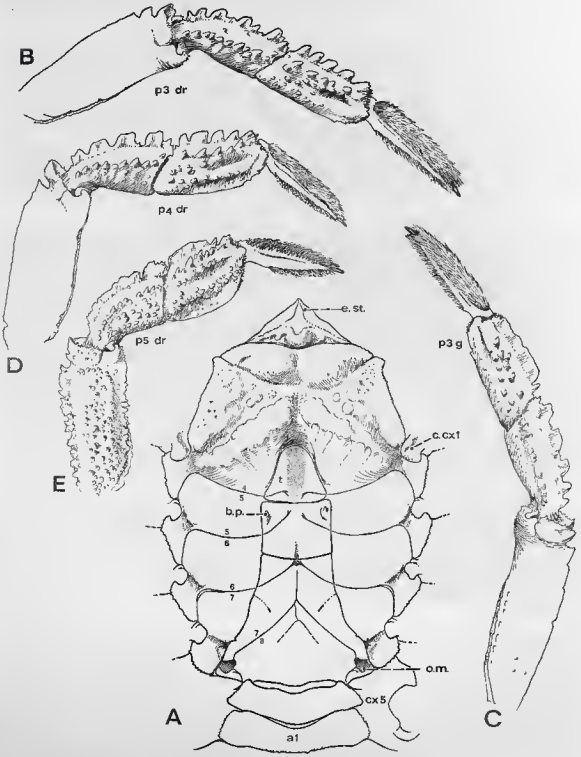
Chez *Demania scaberrima*, le pl1♂ (fig. 17B, B1) offre un lobe apical allongé et incurvé.

Le *Xantho Reynaudi* (*nec* H. Milne Edwards) de DE MAN (1892, p. 226), récolté par DABRY en Chine (MP), et ceux de SAKAI (1936, p. 149, fig. 71 ; 1939, p. 461, pl. 90, fig. 1), du Japon, sont probablement des *D. scaberrima*.

☆*Demania baccalipes* (Alcock, 1898, p. 117) et ☆*D. cultripes* (Alcock, 1898, p. 117), décrites toutes deux comme des « variétés » de *Xantho* (*Lophoxanthus*) *scaberrimus*, sont des espèces mal connues parce que brièvement décrites, non illustrées, peut-être rares. A notre avis, elles doivent prendre le rang d'espèces dans le genre *Demania* char. emend.

D'après la description originale, faite uniquement par comparaison à *Xantho scaberrimus*, *Demania baccalipes* apparaît bien plus proche de *D. reynaudi* que *D. scaberrima*. Malgré nos recherches, nous n'avons pas retrouvé les syntypes de *baccalipes*, originaires de Ceylan ; un doute demeure donc quant aux véritables caractères de cette espèce et quant à ses différences par rapport aux espèces les plus proches, à savoir *D. reynaudi* et *D. squamosa*. Sur la photographie publiée ici (pl. 4, fig. 9) (grâce à l'obligeance du Dr SERÈNE) du *Lophoxanthus reynaudi* var. *baccalipes* signalé par BALSS (1938*b*, p. 51) puis par BUITENDIJK (1950, p. 77) dans le détroit de Malacca (déposé au Musée de Singapour), apparaissent les caractéristiques mentionnées par ALCOCK.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Encore plus que chez *D. reynaudi*, l'ornementation est émoussée, surtout au milieu de la carapace où la surface semble presque lisse. Le mérus des pattes ambulatoires porte des dents accusées, tandis que le carpe et le propode ne sont munis que d'élévations rugueuses, tout comme chez *reynaudi*.

Demania cultripes (Alcock, 1898), dont un spécimen (pl. 4, fig. 7) récolté à Singapour a été déposé au Zoological Survey of India (ZSI 4733/9), est très voisine de *D. baccalipes* en raison du caractère émoussé de ses ornements et des portions presque lisses de sa carapace. En revanche, le bord supérieur des pattes ambulatoires est transformé en une carène aiguë et entière, et la surface de ces appendices, dénuée de toute ornementation, est absolument lisse. Un autre exemplaire, également originaire de Singapour, est connu (*cf.* pl. 4, fig. 8). Nous avons récemment donné au *Xantho cultripes* japonais de Sakai (1939, p. 461, pl. 90, fig. 2) le nom nouveau, *D. japonica*. *D. cultripes* diffère essentiellement de *D. japonica* par l'ornementation beaucoup moins fournie sur la face dorsale et par la présence de dents marquées sur le bord antéro-latéral.

Demania intermedia Guinot (1969*b*, p. 236, fig. 9, 17), dont l'holotype (pl. 5, fig. 3) originaire de Nouvelle-Guinée est déposé au Musée de Cambridge, pourrait être considéré comme une *D. scaberrima* élargie, peu bombée, à la face dorsale superficiellement sillonnée, plus finement granuleuse, aux dents antéro-latérales pointues au lieu de triangulaires, au front presque droit, aux pattes ambulatoires carénées, à la surface granuleuse, au pl1♂ terminé par un lobe moins allongé.

Demania aff. *intermedia* (*cf.* Guinot, 1969*b*, p. 237, fig. 18), qui se distingue d'*intermedia* surtout par les deux dernières dents antéro-latérales à peine saillantes et par les pattes ambulatoires serrulées sur le bord supérieur, devra probablement être dotée d'un nom nouveau lorsque seront découverts d'autres échantillons que le seul exemplaire, femelle et incomplet, en notre possession (pl. 5, fig. 4).

Ainsi conçu, le genre *Demania* Laurie apparaît comme très éloigné du genre *Lophoxanthus* et, si les deux genres sont xanthoïdes, le premier n'appartient nullement aux Panopeinae, qui, à notre sens, doivent accueillir le genre américain. Les affinités du genre *Demania* sont sans doute à chercher au voisinage du genre *Xanthias* Rathbun, ce qui le place dans une tout autre unité taxonomique que *Lophoxanthus*. Le genre *Demania* nous montre, quant à la forme de la carapace, à l'ornementation, et quant à l'armature des pattes ambulatoires, un buissonnement des formes. Une situation analogue se présente dans des lignées voisines.

ANNEXE B : GENRE LOPHOZOZYMUS *A. MILNE EDWARDS*

Le genre xanthoïde *Lophozozymus* A. Milne Edwards, 1863, est un genre indo-pacifique assez homogène où toutes les espèces sont caractérisées par un bord antéro-latéral mince et cristiforme, découpé en dents plus ou moins saillantes, souvent carénées. Le nombre de dents est constant, c'est-à-dire de quatre, mais la première peut consister en un lobe arrondi, qui ne rejoint pas l'angle exorbitaire (*L. pulchellus*). Par ailleurs, on peut distinguer deux types d'espèces : celles où la première dent est séparée de l'angle exorbitaire par un hiatus, souvent très net (par exemple chez *L. pictor*) et celles où il y a continuité, sans hiatus, entre l'orbite et le bord de la carapace. À noter que la plupart des espèces connues portent aussi une crête plus ou moins tranchante le long des bords (surtout sur le bord supérieur) des pattes ambulatoires et parfois aussi sur le bord supérieur du propode des chélipèdes.

Buitendijk (1960, p. 292-299) a reconnu sept espèces dans le genre. À notre avis, le genre *Lophozozymus* en compte beaucoup plus : nous avons rétabli deux espèces presque oubliées : *L. superbus* (Dana) et *L. glaber* Ortmann, et décrit deux espèces nouvelles : *L. guezei* et *L. evestigatus*. Notre révi-

Fig. 16. — Le genre *Demania* Laurie.

16 A. Sternum thoracique dans le genre *Demania* Laurie, plus précisément chez *D. scaberrima* (Walker), ♂ 46 × 63,5 *mm*, Nagasaki, J. Jordan coll., Odhner det. *Xantho vermiculatus* (UZMC) (× 3,5). (Pilosité non représentée).

16 B-E. *Demania scaberrima* (Walker). Pattes ambulatoires (× 2) d'un ♂, 46 × 63,5 mm, Nagasaki (même spécimen que sur la figure A). B, C, p3 du côté droit et du côté gauche, montrant la fusion plus ou moins accentuée des dents, d'où l'asymétrie, notamment de la crête du bord supérieur du propode ; D, p4 droit ; E, p5 droit : à noter l'aspect semi-foliacé du propode.

Source : MNHN, Paris

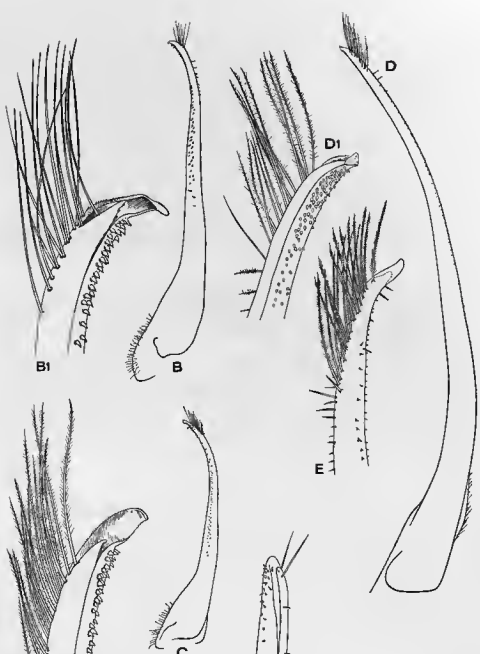


Fig. 17. — Premier pléopode sexuel mâle dans le genre *Demania* Laurie.

A, *Demania splendida* Laurie, ♂ juvénile 15 × 17 mm, Yenkali Reef. D'après Serène, 1969, fig. 1 : pl1 (× 65) ; B, B1, *Demania scaberrima* (Walker), ♂ 46 × 68,5 mm, Nagasaki, J. Jordan coll., Odner det. *Xantho scaberrimus* (UZMC) : B, pl1 (× 5) ; B1, *id.*, extrémité (× 30) ; C, C1, *Demania rotundata* (Serène *apud* Guinot), holotype, ♂ 33 × 41 mm, Taiwan, Keelung, Serène det. *? Xantho rotundatus* (MP) : C, pl1 (× 5) ; C1, *id.*, extrémité (× 35) ; D, D1, *Demania squamosa* Guinot, holotype, ♂ 43 × 56,5 mm, Nord Annam, Donghoi, M. Chevey coll., André det. *Medaeus Reynaudi* (MP) : D, pl1 (× 8) ; D1, *id.*, extrémité (× 30) ; E, *Demania toxica* Garth, holotype, ♂ 43,1 × 51,9 mm, Philippines, île Negros : pl1, extrémité (× 30). D'après Garth, 1971, pl. 1, fig. 6.

Source : MNHN, Paris

sion n'est pas tout à fait complète car certaines espèces nous manquent ; l'examen d'un matériel important de chaque espèce est plus que jamais indispensable, car nous avons constaté la variabilité de certains caractères : un même individu présente des différences de part et d'autre de l'axe du corps, notamment dans les crêtes du bord antéro-latéral de la carapace ou du chélipède, et aussi dans les lobes frontaux, la lobulation de la face dorsale, etc. Il est certain que la coloration, très remarquable et bien conservée chez certaines formes en alcool, est ici un bon critère de discrimination.

Lophozozymus incisus (H. Milne Edwards, 1834), dont nous avons examiné le spécimen type (« *Xantho incisus*, mers de l'Australie », 1 ♀ 22 × 36,5 mm) ainsi que d'autres exemplaires, est caractérisé principalement par : une face dorsale lobulée, les lobules portant quelques ponctuations et étant soulignés en avant par une bordure localement cristiforme, longée de soies ; par l'absence d'hiatus entre l'angle exorbitaire et le premier lobe antéro-latéral ; par les deux premiers lobes antéro-latéraux plutôt arrondis, et les deux suivants aigus et carénés ; par la surface du carpe et du propode des chélipèdes couverte de granules, entremêlés de soies ; par un lobe cristiforme, tronqué (pratiquement non bifide) à l'angle antéro-interne du carpe des chélipèdes ; par une crête le long du bord supérieur de la main ; par des pattes ambulatoires très larges et trapues, à bords tranchants et cristiformes, frangés de soies. Le spécimen figuré ici (p. 7, fig. 5, 5a), déjà vu par Buitendijk en 1960 (p. 295), a été comparé au type conservé dans la collection sèche du Muséum.

Lophozozymus superbus (Dana, 1852) (1852*b*, p. 74 ; 1852*c*, p. 167 ; 1855, pl. 8, fig. 5 : sous le nom de *Xantho superbus*, archipel des Tuamotu) a été mis en synonymie (avec doute) avec *L. incisus* par de Man (1888, p. 268), par Alcock (1898, p. 107), et par Buitendijk (1960 p. 296). Actuellement, l'existence de cette espèce polynésienne semble oubliée, sauf par Holthuis (1953, p. 23) qui signale un spécimen dans la même région. Or, à notre avis, l'espèce de Dana est valide : en effet, une femelle de 19 × 30,6 mm, récoltée à Muruora par Y. Plessis en 1965, correspond au *superbus* de Dana et non à *L. incisus*. Les différences les plus importantes sont : chez *superbus* Dana, carapace plus plate, presque déprimée ; lobulation de la face dorsale davantage sous forme de crêtes granuleuses que de reliefs tabulaires ; test moins érodé — ponctué et plus uniformément sétifère ; deux premiers lobes antéro-latéraux triangulaires ; à l'angle antéro-interne du carpe des chélipèdes, un lobe nettement bifide, avec deux dents bien individualisées, l'antérieure étant la plus forte ; bord inférieur et face interne de la main beaucoup plus granuleux que chez *incisus* ; pattes ambulatoires trapues, cristiformes comme chez *incisus*. Notons déjà ici que le *L. superbus* de A. Milne Edwards, 1873 (*nec* Dana) est *L. edwardsi* Odbner, 1925 (*cf. infra* et pl. 7, fig. 3, 3a). Les *L. superbus* polynésiens de Nobili (1907, p. 388) correspondent aussi à *L. edwardsi* Odbner.

Lophozozymus guezei Guinot, 1977 (1977*a*, p. xxv, fig. 78A, A1, pl. 30, fig. 6, 6a). Nous avons décrit cette espèce pour trois grands spécimens récoltés à La Réunion par M. Guézé (1 ♂ 48 × 77 m, qui constitue le lectotype ; 1 ♀ 48 × 77 mm, 1 ♀ ovigère 44 × 71 mm). Proches par le faciès et par de nombreux caractères de *L. incisus*, dont les spécimens examinés par nous sont bien plus petits, *L. guezei* a comme caractères particuliers : en premier lieu, la grande taille de la carapace (pl. 7, fig. 6) ; les lobules dorsaux ni ponctués ni érodés, formant des massifs vastes (notamment 2L ; par ailleurs, la limitation entre les régions gastrique et cardiaque faible ou nulle, alors qu'un sillon très net divise ces deux régions chez *incisus*), saillants, à bord antérieur parfois finement denticulé (5L, 4L), séparés par une pilosité épaisse ; présence de lobes 2F ; première dent antéro-latérale très longue et avec un bourrelet distal ; les dernières dents aiguës et carénées ; le carpe des chélipèdes orné d'éléments en grande partie squamiformes et vermiculés ; à l'angle antéro-interne de ce dernier deux saillies ayant un aspect curieux, l'une extrêmement forte, piriforme, et l'autre plus petite et pointue ; main avec fa face externe munie de granules perliformes jusque sur le bord inférieur et, sur le bord supérieur, une crête épaisse ; dent infra-orbitaire interne (pl. 7, fig. 6a) triangulaire et saillante, formant un angle très ouvert avec la dent infra-orbitaire externe, obtuse (le bord infra-orbitaire forme un bourrelet à courbure régulièrement arrondie chez *incisus* : pl. 7, fig. 5a) ; les pattes ambulatoires formées d'articles courts, trapus, à bords carénés et garnis de soies serrées comme chez *L. incisus* ; pl3 ♂ : *cf.* fig. 18A, A1.

Il ne semble pas que tous ces caractères, et notamment la conformation du bord infra-orbitaire, puissent être mis en rapport avec la grande taille des trois spécimens sur lesquels nous fondons l'espèce. Au regard de la lobulation de la face dorsale et des deux pointes saillant sur le carpe du chélipède, le *L. incisus* japonais figuré par Sakai (1939, p. 452, pl. 98, fig. 2), qui est encore plus grand (82 mm de large), que nos *guezei*, paraît plus proche de notre espèce que de *L. incisus*. Une vérification s'impose pour identifier avec certitude le *Lophozozymus* de Sakai.

Lophozozymus cristatus A. Milne Edwards, 1867 (p. 272 ; 1873, p. 203, pl. 6, fig. 4), dont le spécimen type, néo-calédonien, est déposé au Muséum (MP-B2895S), offre une carapace beaucoup moins lobulée que les

Source : MNHN, Paris

espèces précédentes, la face dorsale n'étant sillonnée que par quelques lignes granuleuses. Le bord antéro-latéral est plus mince, plus tranchant, avec les deux premières dents antéro-latérales pointues (la première s'avançant jusqu'à la hauteur du front et il n'y a pas d'hiatus entre celle-ci et l'angle exorbitaire, contrairement à ce qu'indique Buitendijk dans sa clef : 1960, p. 299). Sur le chélipède, le lobe antéro-interne du carpe est très proéminent et bifide ; la face externe de la main ne porte des granulations que sur la moitié supérieure, bordée par une crête entière, la partie inférieure étant lisse. Les pattes ambulatoires sont cristiformes et sétifères. La coloration est remarquable ainsi que l'indique la description originale : « pourpre violacé, avec des taches jaunâtres assez régulières ». Le spécimen topotypique, de Nouvelle-Calédonie, que nous figurons ici (pl. 7, fig. 1), récolté au cours de l'Expédition Singer-Polignac (Salvat coll., Uvea, platier), présente un alcool une coloration orangée et des taches blanchâtres. *L. cristatus* a été signalé en d'autres régions de l'Indo-Pacifique, mais il serait utile de revoir les déterminations.

Lophozozymus pictor (Fabricius, 1798), auquel ont été rattachés de nombreux synonymes (*cf.* Buitendijk, 1960, p. 297, fig. 7c, *pro parte*), a été fréquemment signalé, surtout en Indonésie et en Australie (*cf.* Campbell et Stephenson, 1970, p. 277). Il s'agit d'une espèce de grande taille, à la carapace (pl. 7, fig. 4) lisse, à peine lobulée, presque glabre (sétifère seulement sur les bords). Le bord antéro-latéral est armé d'un premier lobe arrondi, séparé de l'angle exorbitaire par un large hiatus, d'un deuxième lobe plus pointu et à bord cristiforme, et de deux dernières dents, carénées. Les chélipèdes sont lisses et inermes, à l'exception du lobe bifide à l'angle antéro-interne du carpe et de la crête, très accusée et surtout proximale, sur le bord supérieur de la main. Les pattes ambulatoires sont cristiformes et frangées de longues soies. La coloration, particulière, se conserve en alcool : des taches claires, petites et nombreuses, se détachant sur un fond orangé-rougeâtre.

Lophozozymus edwardsi Odhner, 1925, p. 82 (nom. nov. pro *L. superbus* A Milne Edwards, 1873, nec *Xantho superbus* Dana, 1852) : *cf.* Guinot, 1977*a*, p. xxvii, pl. 30, fig. 3, 3*a*. Une partie des *Lophozozymus superbus* néo-calédoniens d'A. Milne Edwards (1873, p. 205) appartiennent à une espèce distincte de celle de Dana (*cf.* sous *L. superbus*) selon l'avis de de Man (1888, p. 269, note, pl. 10, fig. 3b) puis d'Odhner (*loc. cit.*), qui lui donne un nom nouveau. Les syntypes de *L. edwardsi* se trouvent au Muséum à Paris parmi les *Lophozozymus* de Nouvelle-Calédonie déterminés *superbus* par A. Milne Edwards : nous avons choisi un lectotype, un ♂ de 24,4 × 41 mm récolté par M. Banaré (MP-B3041S). *L. edwardsi* (pl. 7, fig. 3) ressemble à *L. pictor* par l'aspect général de la carapace et du bord antéro-latéral (hiatus entre la première dent et l'angle exorbitaire) ; néanmoins, chez *edwardsi*, sillons et lobules sont plus marqués et, par ailleurs, le test apparaît ponctué vers les bords dans la région antérieure. Les chélipèdes d'*edwardsi* (pl. 7, fig. 3*a*) sont proches de ceux de *L. pictor* mais la crête du bord supérieur du propode est plus obscure, surtout dans la partie distale, et la face externe de la main est creusée de ponctuations. Le sternum, aussi, est ponctué chez *edwardsi*, plus lisse chez *pictor*. Les pattes ambulatoires trapues et larges (surtout le mérus) sont longées par une crête très élevée sur le bord supérieur chez *L. pictor*, tandis que chez *L. edwardsi* elles sont plus grêles et ornées de crêtes plus basses. Enfin, aucun réseau consistant en taches sur fond coloré (*L. pictor*) n'a été signalé chez *edwardsi*.

Lophozozymus pulchellus A. Milne Edwards, 1867 (p. 273 ; 1873, p. 205, pl. 6, fig. 3) est une espèce joliment colorée, dont la face dorsale est ornée d'un fin réseau de lignes rouges, remplacé par des taches sur les régions hépatique, épibranchiale et cardiaque antérieure, et dont la paume des chélipèdes et les articles des pattes ambulatoires sont traversés par une large bande rouge. Deux spécimens néo-calédoniens de la collection sèche du Muséum peuvent être considérés comme les syntypes de l'espèce mais nous figurons plutôt un spécimen encore coloré, couvert d'un tomentum ras sur la carapace et les pattes, récolté à Dar-es-Salaam par J. R. Heath (pl. 8, fig. 5). Le bord antéro-latéral forme un arc arrondi dans sa fraction antérieure et ne rejoint pas l'angle exorbitaire ; suivent trois dents, les deux dernières acuminées et carénées. La face dorsale est finement tuberculée dans sa partie antérieure ; en outre, elle est parcourue de crêtes granuleuses, caractéristiques. Les chélipèdes sont granuleux et inermes (sauf la dent bifide à l'angle antéro-interne du carpe) ; la pince est dépourvue de crête, plutôt trapue et terminée par des doigts allongés et minces, croisant fortement. Les pattes sont cylindriques, surmontées d'une crête fine et tranchante.

Lophozozymus dodone (Herbst, 1801, p. 37, pl. 52, fig. 5), décrit de l'océan Indien occidental, comporte un synonyme à peu près certain, le *Xantho radiatus* H. Milne Edwards, 1834 (p. 398), originaire de l'île Maurice, ainsi que l'ont affirmé Hilgendorf (1879, p. 789), puis de Man (1888, p. 270, pl. 10, fig. 2) après confrontation des types respectifs. Les syntypes de *radiatus* = *dodone* sont déposés au Muséum (MP-B2902S et MP-B2903S). Il s'agit d'une espèce de petite taille (pl. 8, fig. 1), au bord antéro-latéral armé antérieurement d'un lobe arrondi suivi de trois dents, à la face dorsale lobulée, aux pinces très caractéristiques : main très globuleuse munie de ponctuations et de rugosités très nettes ; sur le carpe, de gros granules, entremêlés de poils ; doigts très courts, avec le doigt mobile recourbé (pl. 8, fig. 1*a*).

Source : MNHN, Paris

Lophozozymus glaber Ortmann, 1893 (p. 457), originaire des îles Fidji et décrit à l'origine comme une variété lisse de *L. dodone* (Herbst), est une espèce mal connue, au sujet de laquelle des confusions semblent avoir été faites. A notre avis, *glaber* qui offre une carapace et des chélipèdes d'une morphologie analogue à celle rencontrée chez *L. dodone*, se distingue surtout de cette dernière par ses pinces pratiquement glabres et lisses (à tout le moins, des granules très atténués). Les carènes de la main (bord inférieur) et des pattes ambulatoires seraient moins aiguës chez *glaber* ; les dents antéro-latérales seraient moins émoussées. Nous figurons ici (pl. 8, fig. 2, 2a) un spécimen déterminé à tort *L. dodone* par Forest et Guinot (1961, p. 54, fig. 39a, b).

Lophozozymus evestigatus Guinot, 1977 (1977*a*, p. xxviii, pl. 31, fig. 3, 3a). Nous avons décrit cette espèce pour des Crabes de l'ancienne collection sèche du Muséum déterminés *Xantho radiatus* par A. Milne Edwards (1862, p. 4) et qui ne correspondent pas au *Xantho radiatus* H. Milne Edwards, 1834, lequel est en fait *L. dodone* (Herbst). L'holotype de *L. evestigatus* (pl. 8, fig. 3, 3a) est le ♂ de 13 × 20 mm de l'île Bourbon, étiqueté *radiatus* et déposé au Muséum (MP-B2905S) ; un autre échantillon, également identifié *radiatus* et récolté à Zanzibar par M. L. Rousseau (MP-B2904S, *pro parte*), représente aussi *evestigatus*. Cette espèce, très proche à la fois de *L. dodone* et de *L. glaber* par sa petite taille et son faciès, par la forme de sa carapace, sa lobulation et les principaux traits de ses périéiopodes, se distingue par la carapace plus large, moins déprimée près des régions latérales ; par la pince beaucoup moins globuleuse, c'est-à-dire à main moins haute, moins renflée et à doigts plus allongés. Chez *evestigatus*, le bord inférieur du propode est concave (au lieu de convexe chez *dodone* et *glaber*), avec un creux très prononcé près du doigt fixe ; sur le bord supérieur, il y a non pas une crête continue mais seulement une crête proximale épaisse et anguleuse, s'atténuant ensuite. La face externe du carpe et de la main est distinctement rugueuse et ponctuée (ce qui sépare *L. evestigatus* de *L. simplex* : *cf. infra*).

☆*L. intonsus* [1] (Randall, 1840), espèce connue seulement du Pacifique central (notamment des Hawaï), rappellerait *L. pictor* par la forme de la carapace et du bord antéro-latéral, la première dent étant séparée de l'angle exorbitaire par un hiatus. *L. intonsus* (pl. 8, fig. 4) se distingue des autres espèces du genre par la présence de quatre crêtes longitudinales sur la face externe de la main du chélipède. Les pattes ambulatoires, relativement peu élargies (en particulier, le mérus peu trapu), n'apparaissent que peu ou pas cristiformes et offrent une pilosité touffue. Les figures de Rathbun (1906, p. 846, fig. 8, pl. 8, fig. 8) et d'Edmondson (1962*a*, p. 230, fig. 3, e) ne montrent pas exactement les mêmes caractéristiques.

Restent deux espèces que nous n'avons pas examinées et qui sont rarement signalées : de petite taille, elles semblent peu éloignées de *L. dodone* et de ses proches. Ce sont :

☆*Lophozozymus simplex* de Man, 1888 (p. 271, pl. 10, fig. 3 ; *cf.* Buitendijk, 1960, p. 299, clef), décrit d'Amboine et que nous reproduisons ici (pl. 8, fig. fi, 6a) ; les pinces semblent moins larges et plus allongées que chez *L. dodone* et, en outre, lisses et glabres.

☆*Lophozozymus rathbunae* = *L. rathbuni* Ward, 1942 (p. 85) nom. nov. pro *L. dodone* de Rathbun (*nec* Herbst), 1906 (p. 846, pl. 8, fig. 2), originaire des Hawaï, qui serait voisin de *L. glaber*. A noter qu'Edmondson (1925, p. 52 ; 1962*a*, p. 230, fig. 3f) signale des petits *Lophozozymus* hawaïens sous le nom de *dodone* en indiquant correctement « wrist and hand granular ».

ANNEXE C : GENRE GLYPTOXANTHUS *A. MILNE EDWARDS*

Nous allons brièvement réviser le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, 1879, chez lequel la sculpture particulière de la carapace, des appendices et aussi de certaines parties de la face ventrale, notamment du sternum thoracique, constitue un caractère générique.

Jusqu'à présent, tous les auteurs n'étaient pas d'accord pour considérer *Glyptoxanthus* comme distinct d'*Actaea* de Haan, soit le confondant avec ce dernier, soit le tenant pour un sous-genre (Odhner, 1925 ; Monod, 1956 ; Serène, 1961-1962). Pour les auteurs américains, notamment Rathbun (1930, p. 263-268), Garth (1939*a*, *b* ; 1946*a*), ainsi que pour Bouvier (1922), *Glyptoxanthus* est un genre valide. En 1967 (1967*b*), nous avons proposé la franche séparation des *Glyptoxanthus*.

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

Source : MNHN, Paris

Les structures sont extrêmement constantes chez toutes les espèces du genre : orbites petites et rondes ; front bilobé, avec une échancrure médiane qui, généralement, permet au proépistome de venir au contact du sillon médio-antérieur de la face dorsale ; article basal antennaire s'avançant assez profondément entre le rebord sous-frontal et la dent orbitaire ; flagelle inclus dans l'hiatus orbitaire ; épistome petit ; crêtes antérieures du cadre buccal saillantes, nettement incisées latéralement ; mxp3 érodé, avec une échancrure marquée sur le bord antérieur du mérus ; exopodite trapu, avec la partie distale défléchie ; chélipèdes égaux, doigts à pointe émoussée ; ankylose plus ou moins accentuée à l'articulation basis-ischion, mais ligne de suture toujours présente. Le pl1β offre une morphologie remarquablement homogène chez les diverses espèces : assez fort, allongé, dépourvu de soies (seulement des tubercules et, parfois, deux courtes soies apicales), avec apex jamais effilé mais au contraire large, tronqué, et avec ouverture terminale (*cf. G. erosus* : fig. 18D, D1 ; *G. cavernosus* : fig. 18C, C1, C2 ; *G. angolensis* : fig. 18B, B1 ; *G. vermiculatus* : fig. 18F ; *G. corrosus* : fig. 18E). En ce qui concerne les caractères très particuliers du sternum thoracique, de la cavité abdominale, de l'appareil boutonpression, notamment chez la femelle, voir sous ces rubriques.

Le genre *Glyptoxanthus* compte cinq espèces atlantiques, à savoir trois espèces ouest-africaines (*angolensis* ; *corrosus* ; *cavernosus*) et deux espèces est-américaines (*vermiculatus* ; *erosus*, l'espèce type) ; trois espèces pacifiques, sur la côte américaine et aux Galapagos (*labyrinthicus* ; *meandricus* ; *hancocki*) ; et, peut-être, une espèce en mer Rouge (*meandrinus*). Il est facile de discerner les « espèces sœurs » qui se retrouvent dans les zones éloignées, de part et d'autre de l'Atlantique ou sur les deux rives du continent américain.

Glyptoxanthus vermiculatus (Lamarck, 1818) est mal connu. On ignore la patrie d'origine de l'échantillon qui a servi à sa description et la localisation exacte de l'espèce. Des confusions nombreuses ont été faites à son sujet ; c'est pourquoi il est nécessaire de rectifier certains points. Les deux exemplaires décrits par Lamarck (1818, p. 271), revus par H. Milne Edwards (1834, p. 394), sont déposés dans la collection sèche du Muséum avec l'étiquette « ? Floride ». Nous publions une photographie (pl. 6, fig. 6) du spécimen mâle que nous avons choisi comme lectotype (*cf.* Guinot, 1977*a*, p. xxi, fig. 78F, pl. 8, fig. 6). Le fait que Lamarck et H. Milne Edwards n'aient point indiqué de provenance amènera Odner (1925, p. 57) à supposer que *vermiculatus* est indo-pacifique et non américain (*cf.* sous *G. meandrinus*). Or nous pouvons établir avec certitude que *vermiculatus* vit sur la côte est-américaine, et plus précisément aux Antilles. En effet, les trois *Xantho vermiculatus* signalés par Desbonne (*in* Desbonne et Schramm, 1867, p. 27) de la Guadeloupe et qui se trouvent actuellement au Muséum, sont conformes au *vermiculatus* décrit par Lamarck. Ils n'appartiennent pas à *G. erosus* (Stimpson) ainsi que l'a cru, à tort, A. Milne Edwards en 1879 (p. 254) ; précédemment, en 1868 (1868*a*, p. 49), ce même auteur écrivait pourtant : « le *Xantho vermiculatus* des Antilles... », et ne se trompait pas. La présence de *vermiculatus* est donc assurée aux Antilles. Rathbun (1930, p. 266, pl. 108, fig. 4, pl. 109) signale *vermiculatus* à Curaçao mais, sans doute induite en erreur par A. Milne Edwards (1868*a*, p. 49) et par Odner (1925), confond *vermiculatus* avec *Actaea angolensis* Brito Capello. Le *Glyptoxanthus vermiculatus* rapporté de Cuba par Boone (1930*b*, p. 125, pl. 39) nous paraît mal déterminé et serait plutôt *G. erosus* (Stimpson). Les spécimens ouest-africains faussement identifiés à *vermiculatus* sont, en fait, soit *angolensis*, soit *cavernosus* (*cf.* Monod, 1956, p. 296-298). En définitive, peu d'exemplaires de *vermiculatus* sont connus, mais il ne fait pas de doute que l'espèce habite sur la côte atlantique américaine. *G. vermiculatus* offre un test couvert de vermiculations anastomosées, les lobes des diverses aires demeurant distincts et séparés par des sillons prononcés ; notamment, sur l'aire cardiaque, deux sillons transversaux. Pour le pl1, *cf.* fig. 18F.

Glyptoxanthus erosus (Stimpson, 1859, p. 51), l'espèce type du genre (pl. 6, fig. 2), décrite de Floride, offre une assez large répartition sur la côte est-américaine, en Caroline du Nord, en Floride, dans le golfe du Mexique, aux Bahamas, au Yucatan, etc. (*cf.* Rathbun, 1930, p. 263, pl. 107 ; Williams, 1965, p. 185, fig. 167, 183A). L'espèce serait présente à Cuba (*G. vermiculatus* Boone [*nec* Lamarck], 1930*a*, p. 125, pl. 39), mais est peut-être absente de la Guadeloupe malgré les assertions d'A. Milne Edwards (1879, p. 254), de Rathbun (*loc. cit.*) et de Williams (*loc. cit.*) (*cf.* sous *G. vermiculatus*). Chez *G. erosus*, le test montre des vermiculations rugueuses séparées par d'étroits sillons, d'où une apparence alvéolaire ; l'aire cardiaque n'est pas sillonnée transversalement et a une structure anfractueuse. Pour le pl1, *cf.* fig. 18D, D1.

Glyptoxanthus angolensis (Brito Capello, 1866) ne pose plus de problème depuis la mise au point de Monod (1956, p. 296, fig. 361 ; *cf.* aussi Forest et Guinot, 1966, p. 77, fig. 6a, b). C'est une espèce à la fois du domaine insulaire (Annobon, São Tomé) et du littoral ouest-africain (Pointe-Noire). Elle apparaît (pl. 6,

Source : MNHN, Paris

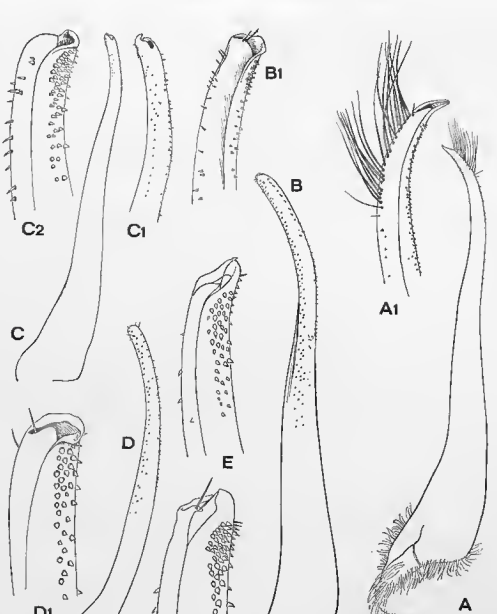


Fig. 18 A, A1. — Premier pléopode sexuel mâle de *Lophozozymus guezei* Guinot, lectotype, ♂ 48 × 77 mm, La Réunion, M. Guézé (MP). A, pl 1 (× 60) ; A1, *id.*, extrémité (× 20).

Fig. 18 B-F. — Communauté de structure du premier pléopode sexuel mâle dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards ; B, B1, *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), ♂ 21 × 30 mm, Annobon, st. 50, 7-10 m (MP) ; B, pl1 (× 6,5) ; B1, *id.*, extrémité (× 16) ; C, C1, C2, *Glyptoxanthus cavernosus* (A. Milne Edwards), ♂ 36 × 49 mm, îles du Cap Vert, îlot Secos, « Sylvana », det. *G. vermiculatus* (MP) ; C, pl1 (× 7) ; C1, *id.*, extrémité (× 15) ; C2, extrémité (× 36) ; D, D1, *Glyptoxanthus erosus* (Stimpson), ♂ 18 × 25,5 mm, Floride, Agassiz (MP) : pl1 (× 15) ; D1, *id.*, extrémité (× 70) ; E, *Glyptoxanthus corrosus* (A. Milne Edwards), holotype de *Xantho corrosus*, ♂ 18,5 × 27 mm, îles du Cap Vert, Saint-Vincent (MP-B3915S) : pl1, extrémité (× 48) ; F, *Glyptoxanthus vermiculatus* (Lamarck), ♂ 51 × 33,5 mm, La Guadeloupe, au Moule, Desbonne (*in* Desbonne et Schramm, 1867, p. 27) det. *Xantho vermiculatus* (MP) : pl1, extrémité (× 46).

Source : MNHN, Paris

fig. 3) comme l' « espèce sœur » du *G. vermiculatus* (pl. 6, fig. 6), est-américain, et du *G. hancocki* Garth (pl. 6, fig. 8), ouest-américain. Le test de *G. angolensis* présente des lobulations étroites, plus ou moins fusionnées, avec formation d'alvéoles : l'aspect est vermiculé mais les lobes des diverses aires sont bien apparents. Le sternum thoracique (fig. 42) est également ornementé, sauf dans la cavité sterno-abdominale, laquelle est tout à fait lisse. Le pl1 (fig. 18B, B1) porte deux soies apicales.

Glyptoxanthus cavernosus (A. Milne Edwards, 1878) (1878*a*, p. 226 [7]), non illustré à l'origine, a été bien décrit par Bouvier (1922, p. 66, pl. 6, fig. 3, 5) et signalé par Monod (1956, p. 298, fig. 362). Cette espèce (pl. 6, fig. 5), strictement insulaire (îles du Cap Vert), offre un test d'apparence vermiculé mais se distingue facilement de *G. angolensis*, espèce également ouest-africaine, par la séparation très nette des lobes protogastriques en deux branches et par l'indépendance du massif méso + métagastrique (+ urogastrique). Chez *G. cavernosus* les lobulations sont larges et forment des tubercules multifoliés, arrondis, non excavés.

Glyptoxanthus corrosus (A. Milne Edwards, 1869) (1869*b*, p. 376 [7]), remarquable par la sculpture de sa face dorsale (fig. 9) (*cf. supra*), serait comme *G. cavernosus*, endémique des îles du Cap Vert. Ces deux *Glyptoxanthus*, bien différenciés par l'aréolation de la face dorsale et la sculpture du test, sont donc sympatriques ; on connaît mal leur biotope particulier et on ne sait pas s'il y a isolement écologique. On notera la forme peu divergente des organes de la copulation chez les deux espèces : *G. corrosus* (fig. 18E) ; *G. cavernosus* (fig. 18C, C1, C2).

☆*Glyptoxanthus labyrinthicus* [1] (Stimpson, 1860), qui a été bien étudié par Garth (1939*b*, p. 16, pl. 4, fig. 2, pl. 5, fig. 1b, 2b, 3b ; 1946*a*, p. 437, 438 ; 1948, p. 39), vit sur la côte pacifique américaine, au Mexique, à Panama, en Colombie, etc. Nous n'avons pas examiné cette espèce (pl. 6, fig. 4), qui rappelle l'espèce ouest-africaine *corrosus* par la structure fortement alvéolaire de son test.

☆*Glyptoxanthus meandricus* (Lockington, 1877), décrit du golfe de Californie et mis à tort en synonymie avec *G. labyrhinticus* (Stimpson) par Rathbun (1930, p. 266), a été rétabli dans une liste des Brachyoures californiens par Glassell (1934*b*, p. 301) puis complètement réhabilité par Garth (1939*b*, p. 17, pl. 4, fig. 3, pl. 5, fig. 1c, 2c, 3c ; 1948, p. 39). Nous croyons pouvoir rattacher à *meandricus* (pl. 6, fig. 1) le *Glyptoxanthus felipensis* Rathbun (1933*b*, p. 147), signalé sous ce nom par Crane (1937, p. 70, pl. 6, fig. 20, 21) dans le golfe de Californie. Chez *G. meandricus*, le test est couvert de granulations petites et serrées, sauf dans les nombreuses anfractuosités.

☆*Glyptoxanthus hancocki* Garth, 1939 (1939*b*, p. 15, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 1a, 2a, 3a ; 1946*a*, p. 437, pl. 76, fig. 1, 2), que nous n'avons pas examiné, serait endémique des îles Galapagos. Le test (pl. 6, fig. 8) est vermiculé, avec l'aréole mésogastrique indépendante de l'aire protogastrique interne ; un sillon transversal sépare la région frontale du reste de la carapace.

☆*Glyptoxanthus meandrinus* (Klunzinger, 1913, p. 117 [81], 185 [89], pl. 1, fig. 5 a-b, pl. 6, fig. 4 : sous le nom d'*Actæa māandrina*) a été décrit de Cosseir, en mer Rouge, pour un petit spécimen de 6 mm de long. En l'examinant, Odhner (1925, p. 57, pl. 4, fig. 1) a pensé qu'il représentait un spécimen juvénile d'*Actaea vermiculata* (Lamarck), espèce qui atteint une assez grande taille. Rappelons qu'Odhner ignorait la provenance exacte de l'espèce de Lamarck et n'avait, de ce fait, guère d'hésitation à la considérer comme indo-pacifique. Nous savons aujourd'hui que *Glyptoxanthus vermiculatus* vit sur la côte est-américaine, et il paraît improbable que la même espèce, fût-elle inféodée à des Coraux à large répartition, habite également la mer Rouge. Il est indéniable que la ressemblance est grande entre *meandrinus* et *vermiculatus*. On peut supposer qu'une erreur d'étiquette a attribué une fausse origine au spécimen de Klunzinger. En dernière hypothèse, on peut admettre que le genre *Glyptoxanthus* est présent dans l'Indo-Pacifique, tout au moins en mer Rouge, sous la forme d'une espèce distincte (pl. 6, fig. 7).

Le genre *Glyptoxanthus* ne renferme, pour l'instant, aucune autre espèce. Ni l'*Actaea hieroglyphica* Odhner, 1925, au test très sculpté, ni l'*Actaea cavipes* (Dana, 1852), reconnaissable à sa carapace érodée, que Serène (1961-1962, p. 677-678) suspectait d'appartenir à ce genre, n'ont les caractéristiques des Crabes que nous venons d'étudier.

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

Source : MNHN, Paris

Chapitre III

STERNUM THORACIQUE

I. DÉFINITIONS

1. *CONFORMATION GÉNÉRALE*

Chez les Brachyoures, le thorax n'est visible à l'extérieur que ventralement et il se trouve comme englobé dans le bouclier dorsal que forme la carapace. Les arceaux inférieurs des segments thoraciques acquièrent un grand développement et, en se soudant, constituent une sorte de plaque ventrale, à peu près horizontale, qui protège la face inférieure du corps. Voilà la définition qui a été donnée du plastron sternal par H. Milne Edwards (1834, p. 29, 30 ; *cf.* aussi V. Audouin et H. Milne Edwards, 1827, p. 67 ; H. Milne Edwards, 1851, p. 48). Ce plastron sternal, ou sternum thoracique, est formé par les sternites des huit somites thoraciques, à savoir par ceux, généralement réduits et plus ou moins ankylosés qui portent les trois paires de maxillipèdes, et par ceux, le plus souvent bien développés et séparés par une ligne de suture, complète ou non [1], d'où naissent les cinq paires de péréiopodes.

En ce qui conserne les sternites de mx1 et mx2, H. Milne Edwards (*ibid.*, p. 31), ajoute : « Enfin, entre le premier des huit anneaux dont il vient d'être question et le bord postérieur de l'ouverture buccale, on trouve encore les vestiges de deux anneaux qui sont soudés aux précédents mais ne concourent pas à la formation du plastron ».

H. Milne Edwards s'inspire visiblement des recherches d'Audouin sur le thorax des animaux articulés (1824) et reprend pour les Crustacés nombre de termes utilisés par ce dernier pour les Insectes dans un sens rigoureux. D'après Audouin, à qui l'on doit la mise au point de la nomenclature de diverses pièces anatomiques, la dénomination de sternum ne doit plus s'appliquer à une « éminence accidentelle » ; celui-ci « forme une pièce à part, plus ou moins développée... » (Audouin, 1824, p. 124).

En 1822 (p. 72), Desmarest avait déjà bien observé les « pièces assez nombreuses du plastron ou du sternum » et (*ibid.*, p. 81) attiré l'attention sur l'intérêt de cette partie du corps dans l'étude des Brachyoures fossiles.

Cbez les Crabes, le sternum thoracique se présente comme une pièce rigide, d'un seul tenant : aucun somite, même le plus postérieur, n'est libre, comme cela existe par exemple chez certains Anomoures. Certes, chez les Homoloidea, les Raninoidea et autres Crabes péditrèmes (c'est-à-dire à orifices femelles coxaux), que les carcinologistes tendent à séparer des autres Brachyoures, on constate une séparation très petite du plastron en deux parties : les deux sternites postérieurs sont bien distincts de la pièce, au contour irrégulier, formée par les sternites antérieurs. Nous n'étudierons pas dans ce chapitre le plastron sternal des Péditrèmes et n'en dirons que quelques mots au cours du chapitre consacré à la cavité sterno-abdominale et à l'appareil d'accrochage de l'abdomen.

Chez les Brachyoures à orifices femelles sternaux, c'est-à-dire chez les Crabes « vrais » ou sternitrèmes, la métamérie primitive est souvent conservée au niveau des sternites 4, 5, 6, 7 et 8 (somites thoraciques 4 à 8) qui assurent l'insertion des péréiopodes, p1 dépendant du sternite 4, et p2, p3, p4, p5, respectivement des sternites 5, 6, 7 et 8. Typiquement, on distingue les quatre sutures transversales délimitant postérieurement

1. Nous appellerons ici *ligne de suture intersegmentaire, ligne de suture intermétamérique* ou, tout simplement, *suture* la trace, sous forme de sillon, de l'accolement de deux segments ou métamères, avec disparition de la membrane articulaire et établissement d'un état d'ankylose. Là où il y a soudure totale, la suture disparaît. Ainsi, selon le degré de fusion des somites, le plastron des Brachyoures présente des lignes de suture interrompues, plus ou moins largement disparues dans la zone médiane. Nous désignons comme *suture incomplète* celle où une soudure partielle a effacé une partie du tracé.

Source : MNHN, Paris

les sternites 4 à 7 et indiquant l'emplacement de la réunion des somites qui leur correspondent. Chez certains Brachyoures (pl. 9, fig. 1, 5, 7), il y a encore une démarcation complète entre ces divers sternites : les lignes de suture s'étendent sur toute la largeur du plastron sternal. Dans d'autres cas, une fusion entre des sternites consécutifs se réalise dans la partie médiane du plastron : c'est donc seulement sur les côtés de ce dernier, là où sont présents des sillons, que demeure la preuve de l'indépendance des somites. Cette fusion médiane intéresse seulement les plus antérieurs des somites locomoteurs ou gagne aussi ceux qui sont situés plus postérieurement. La soudure, plus ou moins complète, d'avant en arrière, des sternites thoraciques 4 à 8 constitue une première tendance dont nous étudierons plus loin les manifestations.

Le thorax se compose de trois autres somites, les trois somites antérieurs, dont dépendent les pattes-mâchoires : les sternites de ces somites participent à l'édification du plastron et forment la partie située en avant du sternite 4 qui s'étend jusqu'à la base des mxp3. Mais les trois premiers somites thoraciques sont atrophiés et se présentent généralement sous forme de rudiments. A leur niveau, le système endophragmal est faible, alors qu'il acquiert un grand développement dans les somites suivants. Chez les Décapodes, c'est dans la partie antérieure du thorax que la consolidation du squelette interne, par la soudure de ses éléments, est portée le plus loin (H. Milne Edwards, 1851, p. 50). Drach (1939, p. 370) confirme ce fait : « les endosternites et les endopleurites des trois premiers segments thoraciques (ceux des maxillipèdes) ne participent pas à l'ensemble architectural formé par les lames squelettiques des segments ultérieurs ».

C'est ainsi que chez les Crabes, en avant du sternite 4 (sur lequel s'articule ventralement la coxa des chélipèdes), sa produit une coalescence des somites antérieurs, avec suppression plus ou moins nette de la segmentation (*lipomérisme* [1] : *cf.* Lankester, 1904, p. 539 ; Calman, 1909, p. 4) et réduction des éléments de la charpente apodémienne. Dans la partie antérieure du plastron, les divisions intersegmentaires sont donc souvent peu marquées, ne sont visibles que latéralement, sous forme de sillons ou même de simples dépressions, parfois soulignées par une crête ou une rangée de soies ; elles peuvent finalement disparaître presque complètement. C'est la même tendance que précédemment, dont les effets se font sentir d'abord dans la région antérieure du plastron et, ensuite, dans sa partie postérieure.

On observe bien que, selon les cas, la portion antérieure du plastron montre une réduction plus ou moins poussée. De part et d'autre de l'avant du plastron s'applique le bord inférieur de l'ischion de mxp3, qui masque les flancs et, souvent aussi, la partie la plus antérieure du sternum thoracique. Puisque, généralement, les lignes de suture sont incomplètes ou manquent dans cette région, c'est seulement en enlevant les pattes-mâchoires et en découvrant les cavités arthrodiales de ces dernières que l'on peut déterminer quelles zones sternales correspondent à mxp3 (sternite thoracique 3), à mxp2 (sternite 2) et à mxp1 (sternite 1).

Se basant sur Ihle (1918, p. 169-171), Balss (1940, p. 82) semble mettre en doute que, chez les Calappidae, mxp1 fasse bien partie du plastron sternal. Ce n'est pas notre avis. Dans le genre *Calappa* Weber (pl.11, fig. 1, 2), à l'étroit plastron parcouru de sillons dans la région antérieure, la délimitation des premiers sternites est manifeste : le sternite de mxp1 nous paraît bien réuni aux suivants, comme chez les autres Brachyoures.

D'après certains auteurs qui, en cela, s'opposent aux vues de H. Milne Edwards, la portion tout à fait antérieure du strenum thoracique est, en plus, formée par les sternites des deux derniers somites post-céphaliques, à savoir ceux des mâchoires, mx1 et mx2. Par exemple, Pearson (1908, p. 15, fig. 3) considère que, dans le genre *Cancer* Linné, les sternites des deux derniers somites céphalothoraciques post-oraux se fusionnent avec les sternites des trois paires de maxillipèdes pour former la fraction la plus avancée du plastron. Balss (1940, p. 75-85, fig. 79) ne contredit pas réellement cette assertion mais a quelque réticence à l'appliquer à d'autres Crabes, par exemple au genre *Corystes* Latreille (*ibid.*, p. 83-84, fig. 78).

Bien que nous n'ayons pas étudié de près cette question ni vérifié la disposition chez des Crabes appartenant à tous les groupes, nous montrerons que les sternites correspondant à mx1 et à mx2 ne participent pas à la formation du plastron sternal. Ils sont situés antérieurement à celui-ci et dans un plan plus inférieur : deux pièces symétriques, sclérifiées, les « bras » antérieurs à mxp3, que nous avons observées chez de nombreux genres de Crabes, les en séparent. Ces « bras » (*b. a. m.*) sont bien visibles chez *Atelecyclus* Leach (pl. 9, fig. 6), chez *Corystes* Latreille (pl. 9, fig. 1), chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 2), chez *Cycloxanthops* Rathbun (pl. 11, fig. 5), etc.

Le processus de carcinisation à l'intérieur des Brachyoures, au cours duquel le corps et, avec lui, le sternum thoracique s'élargit et se raccourcit, entraîne une condensation segmentaire sur l'ensemble du plastron. La région antérieure, déjà réduite, est d'autant plus touchée. Ainsi, l'avant du plastron qui, parfois s'avance

1. Le *lipomérisme* est la perte de la segmentation par disparition des traces métamériques externes. Les cloisons endophragmales peuvent aussi disparaître et une concentration des organes internes peut s'opérer. Chez les Décapodes, ce phénomène est général pour les segments céphaliques et s'étend à un nombre variable de métamères thoraciques. Le lipomérisme constitue la douzième loi de Lankester (1904, p. 539).

Source : MNHN, Paris

beaucoup et pénètre profondément entre les mxp3, se trouve atteint d'une réduction plus ou moins accentuée selon que les Crabes sont plus ou moins fortement carcinisés. Il existe tous les passages entre une partie antérieure bien individualisée, allongée, en forme d'écusson plus ou moins sillonné transversalement, et une partie antérieure basse, obtuse, saillant à peine en avant du sternite 4 (*cf.* pl. 11, fig. 4-6).

Pour simplifier l'exposé, les sutures entre deux somites thoraciques consécutifs seront appelées : suture 1/2, suture 2/3, suture 3/4, suture 4/5, etc. Correspondant à une double invagination du squelette externe, les endosternites du squelette endophragmal sont désignés de la même façon : nous dirons endosternite 4/5, puisqu'il se compose de deux lames tégumentaires étroitement accolées par leur face externe, à savoir le feuillet postérieur du sternite 4 et le feuillet antérieur du sternite 5. Dans ce chapitre, le mot « thoracique » n'est pas chaque fois formulé mais il est toujours sous-entendu. On compte chez les Brachyoures cinq segments céphaliques ; les segments thoraciques deviennent donc les métamères 8-13 du corps.

2. *LIGNE MÉDIANE OU SAGITTALE*

L'examen du plastron sternal chez des Crabes variés montre qu'il existe très souvent un sillon longitudinal, de longueur variable, qui se confond avec la projection de l'axe antéro-postérieur de l'animal. Ce sillon, dénommé ligne médiane mais qui serait mieux désigné par le terme de ligne sagittale, affecte un nombre variable de sternites. Typiquement, il ne remonte pas très en avant sur le sternite 4 et il occupe une position plus ou moins postérieure sur le plastron, en ne se localisant parfois que sur les tout derniers somites thoraciques ; il peut même être absent.

Nombreux sont les cas où la ligne médiane est courte et s'interrompt assez bas. Pourtant, parfois, sur le sternite 4, donc plus en avant, « réapparaît » (pour ainsi dire) un sillon longitudinal médian ou seulement une simple dépression.

Il s'ensuit que, chez les Crabes, plusieurs sternites thoraciques apparaissent divisés en deux pièces symétriques de part et d'autre du plan sagittal médian. A ce propos, H. Milne Edwards écrit en 1834 (p. 31) : « ... sur un, deux ou même trois des plus postérieurs (anneaux thoraciques), on aperçoit aussi une ligne longitudinale qui les divise en deux parties égales, et qui résulte de la soudure des deux pièces sternales du même anneau ; mais sur les autres segments on ne distingue aucune trace de leur division médiane », et plus loin (p. 257) : « ... sur la ligne médiane, il règne presque toujours une soudure longitudinale qui occupe les deux ou trois derniers anneaux, et correspond à l'origine de l'apodème médian du sternum dont il sera question plus tard ».

A ce point de notre exposé, il convient de rappeler comment H. Milne Edwards concevait le segment crustacéen. « Chacun des anneaux de ce squelette paraît se composer de deux moitiés latérales, semblables entre elles ; on peut aussi y distinguer deux arceaux, l'un supérieur et l'autre inférieur. Le premier résulte de l'assemblage plus ou moins intime de quatre pièces, disposées par paires de chaque côté de la ligne médiane ; les pièces mitoyennes portent le nom de *tergum*, et les latérales celui de *flancs* ou d'*épimères*. L'arceau inférieur se compose du même nombre de pièces ; les deux médianes se réunissent pour former le sternum, et les latérales peuvent porter le nom d'*Episternum*, à raison de leur analogie avec celles que M. Audouin a désignées sous le même nom chez les Insectes ; elles s'unissent toujours au sternum mais il existe en général, entre l'arceau inférieur et l'épimère placé au-dessus, un espace vide destiné à l'articulation du membre correspondant » (1834, p. 16, 17). Une « figure théorique de la composition élémentaire d'un anneau du squelette tégumentaire », publiée dans l'Atlas de l'Histoire Naturelle des Crustacés (pl. 1, fig. 3), nous montre bien les deux pièces tergales et les deux pièces sternales (*cf.* fig. 5A). H. Milne Edwards explique ensuite que certaines pièces peuvent manquer complètement ou bien se souder entre elles, parfois si intimement qu'aucune trace n'est visible : en fait, ajoute-t-il, on ne connaît pas de Crustacés possédant un « anneau » correspondant à cette vue théorique.

En 1851 (p. 4, 5), H. Milne Edwards reprend la même interprétation : les *sclérodermites* sont les parties élémentaires consécutives des « zoonites », c'est-à-dire des somites. Lorsqu'il décrit le plastron sternal, il remarque que la tendance à la coalescence manifestée par les somites entre eux s'applique également aux éléments anatomiques d'un même somite et il donne divers exemples de Crabes où le sternum est divisé longitudinalement sur une hauteur plus ou moins grande.

Cette conception du segment crustacéen composé d'un tergum pair et d'un sternum pair n'a pas été retenue par les zoologistes. V. Audouin (1824, p. 121), avec lequel H. Milne Edwards avait publié des remarques sur le thorax et le sternum des Crustacés (Audouin et H. Milne Edwards, 1827), considérait déjà bien différemment le segment arthropodien : « une pièce *unique* constitue la partie inférieure, c'est le *Sternum* ».

Selon la conception maintenant devenue classique, la coupe schématique d'un Crustacé fait intervenir initialement un sternum impair. Dans son excellente mise au point, Balss (1940, p. 29-32, 44-45, fig. 8-13, 30) distingue un seul *notum*, un seul *sternum* et deux pièces paires, les *épimères*. Les importants travaux de

Source : MNHN, Paris

Sнoнgrass sur l'ensemble des Arthropodes (1938 ; 1951 ; 1952 ; 1965) aboutissent à un schéma du segment arthropodien où le sternum est une plaque impaire (*cf.* nos figures 5B et 5C représentant les schémas de Balss, *loc. cit.*, fig. 9 et 30).

L'idée d'une bipartition originelle, primaire, du sternum thoracique a un aspect séduisant. Une telle disposition, avec séparation longitudinale, existe aussi chez des Anomoures à plastron sternal élargi. Balss (*ibid.*, p. 76) fait bien remarquer que, chez les Crabes, la configuration du plastron (comme celle de l'épistome, parfois divisé en deux parties, droite et gauche) donne apparemment raison à H. Milne Edwards. Les deux pièces d'un même sternite paraissent se rejoindre sur la ligne médiane et il y a, à cet endroit, un sillon ou une gouttière ; l'auteur allemand fait souvent allusion aux deux éléments paris du même sternite (« die beiden Sternalelemente ») et adopte la terminologie, sinon la conception, du carcinologiste français. De la même façon, Gordon (1950 ; 1963 ; 1966) parle des septièmes sternites au pluriel. A propos de *Ranina* Lamarck (Gordon, 1966, p. 347, fig. 1A), il est question de deux sternites 5 bien distincts, ce qui s'explique par leur configuration très spéciale, chacun étant en forme d'aile (« aliform selerites » de Bourne, 1922, p. 36).

Au cours de son étude du squelette des Crustacés Décapodes, H. Milne Edwards (1851, p. 57), qui connaissait les observations de V. Audouin (1824, p. 124) sur l'entothorax, dépendance médiane du sternum au-dedans du corps de l'Insecte, écrit : « presque toujours toute la portion postérieure du thorax est divisée en deux moitiés par un apodème impair situé sur la ligne médiane au point de soudure des sternites. Ce prolongement, que j'appellerai le mésosternal, correspond par conséquent à la symphyse longitudinale que nous avons déjà remarquée sur la portion postérieure du plastron, et varie en longueur suivant le nombre d'anneaux occupés par cette ligne de soudure. »

Le septum interne en question est un phragme du système endophragmal (*plaque médiane* ou *median plate* des auteurs de langue anglaise), situé dans le plan sagittal du Crustacé, qui se traduit extérieurement sur le plastron par la ligne médiane longitudinale. A notre avis, cette lame verticale n'est pas la marque de la soudure de deux parties paires d'un même sternite ; interprétée comme une invagination médiane du plancher sternal, elle représenterait une zone de renforcement.

A propos du genre *Cancer*, Pearson (1908, p. 32, fig. 4-6, pl. 3, fig. 18) considère que la ligne médiane est « an ingrowtb from the median suture present on the last four thoracic sterna » ; plus loin (*ibid.*, p. 35), le même auteur précise qu'elle est formée par deux parties étroitement accolées de l'exosquelette. Aujourd'hui, c'est de cette dernière façon qu'on interprète l'existence de la ligne médiane et la bipartition apparente d'une partie du plastron sternal. On peut se poser deux questions : la plaque médiane se manifeste-t-elle sur le squelette externe dans tous les cas par la trace que l'on appelle ligne médiane ? Par ailleurs, toute dépression, tout sillon longitudinal dans le plan sagittal, visible sur le plastron, se prolonge-t-il intérieurement par une invagination, par un phragme ?

3. *ÉPISTERNITES*

Nous avons cité plus haut un passage (*cf.* aussi fig. 5A) où H. Milne Edwards (1834, p. 16) explique ce qu'est l'épisternum. Ce terme a été bien précisé par Audouin, plus particulièrement pour les Insectes (1824, p. 121, 122). Desmarest (1822, p. 80) fait mention des « pièces latéro-sternales » et en compte quatre paires chez les Brachyoures : c'est dire qu'elles ne correspondent pas en nombre aux pièces sternales. Les pièces épisternales se situent sur les côtés du plastron sternal. En 1851 (p. 52), H. Milne Edwards explique qu'elles « concourent à former le gynglyme articulaire inférieur des pattes avec le thorax ».

En effet, les épisternites sont surtout développés au niveau des p1, p2, p3 et p4, et reçoivent souvent (mais pas chez tous les Crabes, *cf. infra*) le condyle ventral (ou sternal) de la coxa. Ils manquent (sauf chez les Crabes à sternite 8 très développé) dans la constitution du somite portant les p5, peuvent être rudimentaires au niveau du sternite 7 (portant p4) et ont presque toujours apparemment disparu en avant du sternite 4. Formations individualisées, apparaissant parfois comme des excroissances, marqués par une ligne de suture chez certains Brachyoures, les épisternites montrent une tendance à se fusionner avec le sternite correspondant, jusqu'à se confondre avec ce dernier, sans aucune démarcation et sans proéminence latérale.

D'après Ayers (1885, p. 57, 58), chez les Crustacés, l'épisternite serait une simple projection de l'angle postéro-externe de chaque plaque sternale, et le sillon qui les délimite apparaîtrait tardivement au cours du développement ontogénique : Ayers prend comme exemple *Cancer borealis* Stimpson où, sur le sternum thoracique de la mégalope (*loc. cit.*, fig. 18), les épisternites ne sont pas séparés par un sillon et où, sur celui de l'adulte (*ibid.*, fig. 22), des sutures sont au contraire fort apparentes ; mais, sur le sternum de la zoé figuré par le même auteur (*ibid.*, fig. 19), les épisternites sont individualisés et un sillon fort net délimite chacun d'entre eux. L'explication d'Ayers ne nous paraît pas concluante.

Source : MNHN, Paris

4. *SELLE TURCIQUE*

La *selle turcique* (postérieure) est une partie du squelette endophragmal qui caractérise un grand nombre de Crabes (*cf.* H. Milne Edwards, 1834, p. 34 ; 1851, p. 57 ; *cf.* aussi Bourne, 1922, p. 38 ; Gordon, 1950 ; 1963 ; Drach, 1939, p. 370). C'est dans la région postérieure du thorax, à la limite du thorax et de l'abdomen, une lame courbe formant une voûte plus ou moins large ou plus ou moins allongée, avec deux ailes (wings) latérales plus ou moins développées selon les groupes considérés. La présence de cette formation et sa morphologie influent sur la disposition de la région postérieure du thorax, donc du plastron et de l'abdomen (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Cette selle turcique est par exemple bien développée chez les Brachyoures dont les p5 ont un rôle natatoire, c'est-à-dire nécessitent une forte musculature postérieure ; en conséquence, à ce niveau, le sternum est relativement large. Nous mentionnerons le genre *Callinectes* Stimpson, chez lequel les p5 sont très écartées (*cf.* Cochran, 1935, fig. 16, 17, 18) : le sternite 8 offre une partie largement exposée (c'est-à-dire qu'il n'est pas entièrement caché par l'abdomen), la suture 7/8 s'interrompt juste au bord de la cavité abdominale, et les deux premiers segments abdominaux sont fortement élargis. La selle turcique est puissante chez *Callinectes sapidus* Rathbun (pl. 13, fig. 9), tout comme, du reste, chez *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (pl. 13, fig. 3).

II. VALEUR TAXONOMIQUE DU STERNUM THORACIQUE

Chez la plupart des Brachyoures, le plastron sternal est bien développé et aussi visible extérieurement que la carapace ou les pattes. Aussi, est-il surprenant que des carcinologistes ne l'aient pratiquement jamais utilisé dans leurs études systématiques. Pourtant, très tôt, les travaux de H. Milne Edwards avaient montré l'importance de cette partie anatomique et de ses rapports avec le système endophragmal. Par la suite, malgré des publications sur la morphologie externe et interne de Brachyoures particuliers où, de toute évidence, le sternum thoracique apparaissait comme une formation essentielle, on a continué à ne regarder les Crabes que par leur face dorsale et à n'observer que l'ornementation, les appendices, etc., en négligeant le plastron sternal.

Alors que des publications anciennes de systématique, telle celle de H. Milne Edwards et Lucas sur le Voyage dans l'Amérique méridionale (1842-1844), représentent des plastrons sternaux avec une précision extrême (indication soigneuse des lignes de suture, abdomen présent ou enlevé), ensuite très peu d'ouvrages firent état de cette région du corps. Quelques auteurs figurent le plastron sternal en tout ou en partie : on peut citer Dana (1852*c*, p. 64, 65 ; 1855), qui se réfère aux travaux de H. Milne Edwards, et des carcinologistes plus récents tels que Ihle (1913 ; 1916 ; 1918), Tesch (1918*a* ; 1918*b*) et Flipse (1930, p. 10, fig. 11). Ce sont surtout les carcinologistes qui se sont penchés sur les Dromiacés et, plus généralement, sur les formes péditrèmes, qui ont observé et illustré de façon systématique le plastron, en raison de l'existence des deux sillons sternaux qui aboutissent chacun à l'orifice d'une spermathèque. En fait, ce sont principalement les sillons sternaux et les ouvertures des deux spermathèques de la femelle qui ont servi de caractères différentiels (*cf.* surtout Gordon, 1950 ; 1963 ; 1966 ; Forest, 1974).

Dans des études monographiques souvent très minutieuses, quelques carcinologistes ont décrit et figuré le plastron sternal, mais cela n'a guère eu d'influence sur les travaux de systématique. L'article de Drach (1950) sur les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Décapodes fait entrevoir l'intérêt que pourrait revêtir le sternum thoracique ; en 1959, le même auteur tient pour un critère valable du point de vue du classement phylogénétique « les proportions du plastron sternal, partie du corps à croissance généralement isométrique [1] et formant de ce fait l'élément de référence le plus constant dans toute définition biométrique des genres et des espèces » (Drach, 1959, p. 1).

1. Drach (communication personnelle) nous a confirmé que la croissance du sternum thoracique était approximativement isométrique chez les Brachyoures. Ce mode de croissance a été vérifié par Drach chez *Macropipus puber* (Linné) ; font exception les femelles dont l'abdomen et, avec lui, le plastron, subissent de grandes transformations à l'approche de la maturité sexuelle.

Source : MNHN, Paris

Les recherches que nous avons commencées il y a plus de dix ans ont apporté une confirmation de l'importance du sternum thoracique en tant que structure d'une grande valeur taxonomique. Il peut aider à reconnaître les espèces d'un même genre, d'une même sous-famille, mais il est encore plus utile dans la détermination des taxons hiérarchiques supérieurs.

Les organes croissent généralement de façon allométrique ; en raison de sa croissance isométrique, le sternum thoracique constitue une structure morphologique exceptionnelle. L'isométrie étant la conservation de la similitude au cours de la croissance, plus faciles deviennent la comparaison des plastrons aux divers âges d'une même espèce, malgré lo séquence des mues, et la confrontation des unités taxonomiques différentes.

Chez les Crabes, le squelette endophragmal forme avec le plastron sternal et les parois pleurales un tout continu. La forme de la charpente apodémienne intersegmentaire constitue un caractère fondamental des groupes phylétiquement apparentés (voir le chapitre sur le système endophragmal). Portant extérieurement les marques des formations endophragmales, le plastron constitue un excellent élément pour déceler des relations phylétiques.

Gordon (1966, p. 351, fig. 5, 6) signale dans le genre *Corystes* Latreille un dimorphisme sexuel touchant le système endophragmal, notamment au niveau du somite 4 : chez le mâle, on observe un plus grand développement de cette région, qui doit assurer l'insertion de chélipèdes beaucoup plus forts que chez la femelle. Ce dimorphisme ne se traduit pas extérieurement sur le plastron. Nous avons constaté l'absence de dimorphisme sexuel, en ce qui concerne le sternum thoracique, chez nombre de Crabes. Pourtant, intérieurement, un dimorphisme existe entre mâle et femelle d'une même espèce : nous l'avons bien observé chez *Corystes* (pl. 9, fig. 2 et 3), chez *Peltarion* Jacquinot (pl. 11, fig. 1 et 2), etc.

Il faut toutefois noter que les sutures thoraciques n'ont pas exactement le même tracé dans la zone médiane chez le mâle et la femelle de certains genres : par exemple chez *Daira perlata* (Herbst) (mâle, fig. 21C ; femelle, fig. 40C), chez *Menippe* de Haan (mâle, pl. 12, fig. 1 ; femelle, fig. 40B). Il serait intéressant d'approfondir cette question.

Les caractéristiques principales se façonnent longuement pour donner les formes dromiacéenne, oxyrhynque, parthénopienne, portunienne, xanthienne, etc., selon la physiologie et l'éthologie qui leur sont propres. Elles sont, certes, l'expression du squelette interne, mais elles entraînent aussi la modification de ce dernier, notamment lorsque les péréiopodes se différencient fortement et acquièrent des fonctions spéciales. Le système endophragmal sert de surface d'insertion à la musculature des parties basales des appendices thoraciques. Pour ne parler que des endosternites et de la plaque médiane, qui sont directement reliés au plancher sternal, ces invaginations, donc, vont différer selon l'importance, l'implantation et le nombre des muscles mis en action.

Dans un groupe comme les Raninidae (Gymnopleura), apparu depuis longtemps et fort spécialisé en raison d'habitudes fouisseuses, avec les multiples adaptations qui en découlent, un retentissement sur la forme du plastron sternal s'est manifestement opéré (*cf.* Gordon, 1966, p. 350). Bourne (1922, p. 66) observe que, chez les divers genres de Raninidae, l'accroissement en longueur du sternite 8 est corrélatif de la réduction des orifices branchiaux postérieurs et des modifications progressives des deuxième et troisième paires de péréiopodes, indiquant un accroissement de leur fonction natatoire. En effet, quand les appendices locomoteurs deviennent fouisseurs ou nageurs, ils continuent à s'articuler sur le plastron, lequel subira les effets consécutifs à de telles transformations.

Un autre élément susceptible de modifier le plastron est la tendance des orifices sexuels à quitter leur position coxale pour devenir sternaux (*cf.* le chapitre sur les orifices génitaux mâles et celui sur les orifices génitaux femelles).

Malgré ces modifications adaptatives, la morphologie essentielle du plastron sternal se conserve dans des limites assez strictes, déterminées par la stabilité de son inscription dans le génome. La configuration du sternum fait sans doute partie de la structure fondamentale du génotype brachyourien.

Le maintien de la métamérie primitive sur toute la largeur du plastron ou seulement sur les côtés, le plus ou moins grand degré de développement ou de soudure des somites (surtout antérieurs) entre eux, l'indépendance des épisternites ou leur degré de fusionnement avec les sternites correspon-

Source : MNHN, Paris

dants, l'existence de la ligne médiane au niveau d'un plus ou moins grand nombre de sternites, autant de traits du plastron qu'il ne faut plus méconnaître.

La tendance à la fusion des métamères successifs jusqu'à la soudure totale, avec disparition des lignes de suture, est fréquente dans le thorax des Crabes, où elle se réalise d'avant en arrière et se répercute sur le plastron. En suivant de proche en proche les étapes de ce processus, on pourra estimer la progression évolutive du sternum thoracique dans une lignée.

Le plastron sternal, réduit chez de nombreux Décapodes, n'est pas une innovation organique des Crabes mais, chez ces derniers, il est toujours présent, avec un plan général uniforme dans ses lignes essentielles [1]. Cependant, à l'intérieur des Brachyoures, il montre un élargissement progressif (*cf. infra*).

Au cours de la carcinisation, il se produit aussi un raccourcissement de l'axe céphalothoracique, accompagné du tassement et du télescopage de certaines parties. Cela est très net dans la région antérieure du thorax où les sternites correspondant aux premiers somites se réduisent, se tassent et se soudent jusqu'à se confondre extérieurement. On a là aussi un indice du niveau évolutif. Dans la région postérieure du sternum, un processus très particulier (*cf. infra*, chez les Hexapodidae) peut également raccourcir le plastron.

En bref, à côté de la communauté de plan structural, laquelle indique l'unité phylétique, se manifeste la tendance anagénétique à l'élargissement et à la condensation qui, elle, témoigne du grade. L'évolution du sternum thoracique chez les Polydectinae (fig. 19) est une illustration de cette dualité.

En raison des tendances qui se manifestent dans l'évolution du plastron sternal, il devient parfois difficile, à un stade avancé, de retrouver les caractéristiques du plan initial qui indiquent la véritable nature de l'animal ou du groupement considéré. L'élargissement du plastron peut déformer les contours de celui-ci, le tassement de certaines parties les rend peu identifiables ; outre cela, il peut se produire une distorsion des sutures : en définitive, il se peut que le plan fondamental ne soit plus reconnaissable et que l'on soit abusé par des ressemblances procédant seulement de l'élargissement. Nous montrerons que ce dernier intervient chez des Crabes phylétiquement éloignés. Il est évident que ce parallélisme fera se ressembler des plastrons élargis de nature fort différente et masquera ainsi le morphotype.

D'autres aspects du plastron sternal méritent l'attention du taxonomiste. Le sternum thoracique porte en arrière une échancrure où s'insère l'abdomen et sa surface se creuse pour former la cavité qui recevra ce dernier. Les étapes de la formation de la *cavité sterno-abdominale*, ses dimensions, sa profondeur, son contour, le degré de sa coaptation avec l'abdomen représentent des éléments diagnostiques. C'est dans cette cavité du plastron sternal que sont logés les pléopodes sexuels mâles, dont l'importance taxonomique n'est plus à démontrer. La place que ces appendices occupent dans la cavité sterno-abdominale, leur situation par rapport aux sutures sternales, leur remontée plus ou moins en avant et, dans certains cas, leur « sortie » hors de la cavité normale (*cf. infra*), parfois accompagnée de l'apparition de « tranchées » creusées dans la paroi sternale, voilà des caractères dont il faut également tenir compte.

Un autre caractère, tout à fait négligé par les systématiciens et dont nous essaierons de montrer l'importance taxonomique, est représenté par l'*appareil d'accrochage* de l'abdomen à la paroi sternale : il s'agit le plus souvent d'un dispositif bouton-pression mais d'autres types de maintien, de rétention de l'abdomen existent, parfois même simultanément (*cf.* le chapitre consacré à cette question).

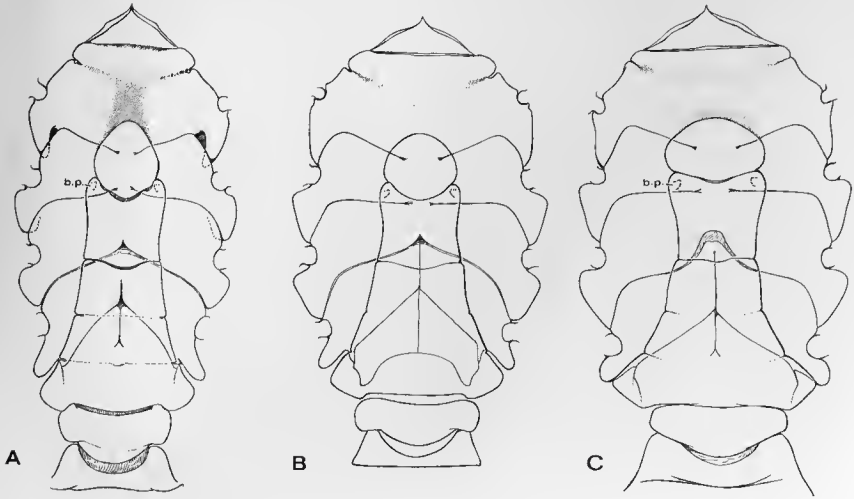
Enfin, et ce n'est pas le point le moins important, c'est sur le sternum thoracique que s'ouvrent les orifices sexuels mâles et femelles chez un certain nombre de Brachyoures *sensu lato*.

En ce qui concerne les orifices femelles, s'ils sont coaxiaux (p3), on a affaire à des *péditrèmes* : c'est le cas des Dromiacea, des Homoloidea, des Tymolidae et des Raninidae (Gymnopleura).

Les « vrais » Crabes sont *sternitrèmes*, c'est-à-dire que les conduits sexuels femelles débouchent sur le sternum thoracique, sur le sternite 6.

1. Les Crabes péditrèmes (à savoir avec orifices femelles coxaux) ont un plastron sternal particulier, qui diffère très nettement de celui de tous les autres Brachyoures, considérés généralement comme les seuls vrais Brachyoures, c'est-à-dire les Brachyoures sternitrèmes (à orifices femelles sternaux).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne les orifices sexuels mâles, on admet qu'ils sont coaxux (p5) chez tous les Brachyoures, sauf chez ceux dits Catométopes et des Leucosiidae. Au cours de l'évolution de la disposition cyclométope à la disposition catométope, on assiste à une migration de l'orifice qui, de coxal, devient coxo-sternal ; se rapprochant de plus en plus du plan sagittal médian, il paraît finalement tout à fait sternal (*cf.* Guinot, 1969*a*).

C'est justement chez les Catométopes que le plastron atteint le plus grand élargissement et que le sternite 8, au lieu d'être en entier recouvert par l'abdomen comme chez les Crabes Cyclométopes, devient très souvent une partie exposée du plastron et prend place postérieurement au sternite 7 de façon très visible. Nous verrons plus loin les diverses modalités rencontrées chez les Catométopes, qui sont loin d'être uniformes quant à cette disposition.

Du fait de l'élargissement du sternum thoracique, l'orifice mâle, avec son pénis, se trouverait éloigné des pléopodes sexuels s'il devait demeurer sur la coxa. Le passage de l'ouverture mâle jusqu'à une position sternale fait partie de l'évolution générale des Brachyoures. Nous montrerons plus loin que les Catométopes n'ont pas l'apanage de la migration de l'orifice mâle sur la surface sternale. Chez les Leucosiidae, la même tendance se manifeste et, chez les formes les plus évoluées de cette famille, le canal éjaculateur débouche finalement sur le sternum.

On aboutit à la constatation suivante : dans un stade primitif, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, les orifices sexuels sont coaxux ; à un stade plus avancé, c'est sur le sternum thoracique qu'ils viennent s'ouvrir. Mais il y a un fort décalage entre les deux sexes dans la manifestation de la tendance à devenir sternal que manifeste l'orifice génital. Chez les Décapodes, l'orifice femelle est coxal (sur p3) non seulement chez ceux où les pattes sont presque jointives, c'est-à-dire où le sternum thoracique est réduit, mais aussi chez les formes où s'est constitué un large plastron ventral. Par exemple, chez les Anomoures à sternum thoracique développé, tout comme chez les Crabes péditrèmes mentionnés plus haut, l'orifice femelle demeure coxal. C'est pourquoi il est un peu simpliste de dire, à cet égard, que les *péditrèmes* se rapprochent des Natantia, des Macroures et des Anomoures, étant donné que, chez la plupart de ces derniers, les orifices ne peuvent qu'être coxaux par suite de la réduction transversale du sternum thoracique. Chez les Crabes, on l'a vu, la présence d'un plastron, même à un stade avancé d'élargissement et de fusion de diverses parties (par exemple chez les Dromiacea ou les Gymnopleura), ne suffit pas à modifier l'emplacement de l'orifice femelle.

Dans le sexe mâle, les orifices s'ouvrent sur la coxa des péréiopodes 5 chez les Crabes où ceux-ci encadrent l'abdomen : à cet endroit, l'orifice ne peut être que coxal. Mais, dès que les coxae des p5 s'écartent et que, entre elles et l'abdomen, s'intercale une portion de sternite (en l'occurrence le sternite 8 qui est enclin à s'accoler au sternite 7), il y a tendance à la formation d'une gaine pénienne et au déplacement de l'orifice dans une position sternale. C'est seulement chez les Crabes élargis postérieurement, avec partie basilaire de l'abdomen et sternite 8 étalés transversalement, donc chez les Crabes à un haut niveau d'évolution, que l'orifice mâle devient sternal (*cf.* le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

La tendance de l'orifice sexuel, qu'il soit mâle ou femelle, à occuper une position sternale se manifeste dans divers groupes, phylogénétiquement éloignés.

Le fait que le plastron sternal soit souvent bien conservé, avec ses lignes de suture, chez les formes fossiles est un bon argument pour qu'il devienne l'un des caractères majeurs dans la taxonomie des Crabes et de certains autres Décapodes. Malheureusement, chez les Crabes fossilisés, l'abdomen, rabattu contre la paroi sternale, cache le tracé des sutures dans la zone médiane : un renseignement très important manque en ce qui concerne le trajet transversal, continu ou interrompu, des divisions métamériques dans la cavité sterno-abdominale.

Fig. 19. — L'élargissement du plastron sternal chez les Crabes de la sous-famille des Polydectinae. A, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) (× 10) ; B, *Lybia denticulata* Nobili, syntype, ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, Dr Jousseaume 1897 (MP) (× 10) ; C, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. Carié 1913, Bouvier det. (MP) (× 10).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

Sur le sternum thoracique s'articulent les huit appendices thoraciques, à savoir les trois paires de maxillipèdes et les cinq paires de péréiopodes. Typiquement, le plastron reçoit, de part et d'autre, l'un des deux condyles articulaires de la coxa des cinq paires de péréiopodes ; une autre articulation rattache la coxa à l'épimère. Le condyle sternal pénètre dans une encoche généralement creusée dans le bord antérieur de l'épisternite. Selon les cas, les cinq péréiopodes s'articulent sur le sternum par un condyle de même taille et même forme ; dans d'autres cas, le condyle des chélipèdes est différent de celui des pattes locomotrices. Une étude reste à faire à ce sujet. Le condyle de p5 peut être également modifié par la présence de l'orifice mâle (*cf.* le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

III. UTILISATION DU PLASTRON STERNAL COMME INDICE DE LA MONOPHYLIE

Balss (1940, p. 81-85) a récapitulé certains types de plans structuraux présentés par le sternum thoracique dans les principaux groupes de Crabes. Nous abordons ici cette question sous un angle différent : unité structurale du plastron sternal chez les genres apparentés et modifications évolutives de cette partie du corps. Notre interprétation a été très souvent confirmée par l'observation du système endophragmal, en particulier par celle des lames endosternales invaginées à l'emplacement des sutures thoraciques. Nous montrerons d'abord comment l'on peut définir ou redéfinir des groupes naturels en utilisant en premier lieu la morphologie du plastron sternal.

A titre d'exemple de Crabes dotés d'un plastron possédant une indéniable unité structurale, aussi bien chez les formes actuelles que fossiles, nous avons choisi un groupe que nous avons récemment rétabli (*cf.* Guinot, 1968*c*), les Carpiliinae Ortmann, 1893 (rang de sous-famille peut-être provisoire).

Dans le genre *Carpilius* Leach *in* Desmarest, qui renferme trois espèces actuelles, *C. maculatus* (Linné), *C. convexus* (Forsskål) et *C. corallinus* (Herbst), le sternum thoracique est relativement étroit, avec des bords subparallèles, et se trouve creusé, chez le mâle, d'une cavité assez large, surtout chez *C. corallinus* (pl. 10). Chez les Carpiliinae, la cavité sterno-abdominale de la femelle pubère est très longue et l'abdomen remonte jusqu'à la base des mxp3 (*cf.* pl. 10, fig. 9 : † *Palaeocarpilius macrocheilus*, femelle).

Le maintien de la métamérie initiale, c'est-à-dire la présence des quatre lignes de suture postérieures s'étendant sur toute la largeur du plastron et demeurant presque parallèles, sans aucune confluence dans la zone médiane, représente une disposition archaïque. L'examen du squelette endophragmal (pl. 10, fig. 3) montre bien que les lames endosternales correspondant aux sutures 4/5, 5/6, 6/7 et 7/8 sont continues, parallèles et très hautes ; elles sont implantées sur un phragme saillant (plaque médiane) qui s'élève au milieu de la cavité abdominale et se continue au niveau du sternite 4 par une simple crête. Dans leur partie basale, les lames endosternales 4/5, 5/6 et 6/7 se dressent perpendiculairement au plastron, puis elles s'inclinent obliquement, chacune formant une sorte de toit à la suivante.

La similitude du plastron et, plus précisément, du tracé des sutures sternales chez les trois espèces de *Carpilius* est remarquable : *maculatus* (fig. 21B), *convexus* (pl. 10, fig. 1, 2), *corallinus* (pl. 10, fig. 5, 6). Dans la partie antérieure au sternite 4, l'étroite bande, délimitée en arrière par un sillon latéral et marquée par une sorte de bourrelet chez *C. convexus* (pl. 10, fig. 1, 2, 4) et chez *C. maculatus* (fig. 21B), correspond grosso modo au sternite 3, c'est-à-dire au somite 3, celui de mxp3. En avant, un sillon transversal entier délimite une zone triangulaire qui constitue la pointe du plastron, tout au moins la partie exposée de celui-ci. En effet, le sternum thoracique se continue, mais en s'abaissant, sous les mxp3. Cette pièce triangulaire toujours exposée, ainsi que la partie du sternum cachée par mxp3 et surmontée d'une carène médiane longitudinale, correspondent sensiblement au somite 2, celui de mxp2. Enfin, la région vraiment antérieure du sternum, également recouverte par la troisième paire de pattes-mâchoires et située dans un plan horizontal, représente le sternite 1, le somite de mxp1. L'examen des cavités arthrodiales correspondant aux trois pattes-mâchoires confirme bien la disposition que nous venons de décrire.

Chez les trois espèces vivantes de *Carpilius*, les épisternites 4 à 7 sont bien développés. C'est seulement sur le sternite 4 (qui porte l'articulation de p1) que demeure la trace, légère, incomplète, d'un sillon épisternal.

La ligne médiane est présente sur les sternites 8, 7, 6, 5 ; elle ne se prolonge pas, ou à peine, sur le sternite 4, lequel porte chez *C. convexus* et *C. maculatus* une dépression en grande partie cachée par l'abdomen (chez le mâle) et visible sur une courte étendue en avant de la cavité sterno-abdominale. Chez *C. corallinus* (pl. 10,

Source : MNHN, Paris

fig. 6), c'est seulement sur cette partie du sternite 4, entre les coxae des chélipèdes, qu'est apparente une légère trace de sillon.

Chez les † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards, florissant à l'Éocène sous forme de plusieurs espèces de grande taille et connus jusqu'au Miocène (époque à laquelle serait apparu le premier *Carpilius* fossile, † *Carpilius antiquus* Glaessner), le plastron sternal, parfois bien conservé, montre sensiblement le même plan de structure que chez les formes actuelles : *cf.* pl. 10, fig. 9 : plastron de † *Palaeocarpilius macrocheilus* (Desmarest). Il faudrait évidemment pouvoir soulever l'abdomen pour s'assurer de la continuité des lignes de suture transversales séparant les sternites et pour constater l'étendue de la ligne médiane. La partie tout à fait antérieure du plastron semble aussi être disposée comme celle que nous avons décrite en détail, et il est probable qu'il y a également conformité en ce qui concerne la portion cachée sous les mxp3. Chez les fossiles, la forme de l'abdomen mâle est l'indication d'une cavité sterno-abdominale similaire à celle des formes actuelles. L'abdomen femelle est très développé comme chez les *Carpilius* vivants. Il ne serait pas étonnant que, chez certains *Palaeocarpilius*, non seulement les premiers épisternites mais aussi les épisternites suivants soient délimités par un sillon. Ainsi, † *P. stenurus* Reuss, représenté par A. Milne Edwards (1862, pl. 1, fig. 3a), et que nous figurons ici (pl. 10, fig. 8), présente des sutures délimitant tous les épisternites : il faudrait préalablement vérifier que cette espèce appartient bien au genre *Palaeocarpilius*.

En nous basant sur la soudure totale du basis-ischion et du mérus du chélipède, très typique chez les Carpiliinae (pl. 10, fig. 4), nous avons inclus (*cf.* Guinot, 1968*b*, p. 160) † *Harpactocarcinus mississipiensis* Rathbun, 1935, de l'Éocène supérieur américain, dans le genre *Palaeocarpilius* : or, les portions du plastron que l'on connaît de cette espèce (*cf.* Richardson, 1954, fig. 87) apportent confirmation du bien-fondé de ce transfert.

En nous servant du même caractère des chélipèdes, nous avons attribué aux Carpiliinae un genre également américain, † *Ocalina* Rathbun, 1929 (p. 2, pl. 1-3), représenté à l'Éocène supérieur par une espèce, † *O. floridana* Rathbun (*cf.* Guinot, 1968*c*, p. 325, pl. 2, fig. 3) : nous nous souvenons que le plastron sternal des belles *Ocalina* que nous avons examinées à l'U.S.N.M. à Washington, ressemble à celui des *Carpilius* (*cf.* Rathbun, *loc. cit.*, pl. 1 et pl. 3 ; et notre fig. 7 de la pl. 10).

Ainsi, les Carpiliinae qui, avec leurs représentants fossiles, témoignent d'une stabilité certaine dans leur organisation, présentent le type *carpilien* de plastron sternal (à quelques petites différences près). Le fait qu'il n'y ait pas eu de modifications notables entre les fossiles indiqués et les représentants actuels prouve, à notre avis, que ce groupe constitue une lignée en stasigenèse dont les caractères étaient déjà en grande partie fixés à l'Éocène.

Chez les autres formes fossiles que les paléontologistes ont rapprochées des Carpiliinae en raison de leur carapace et d'autres caractéristiques, telles que † *Harpactocarcinus* A. Milne Edwards, † *Xanthopsis* McCoy et † *Harpactoxanthopsis* Via (genres pour lesquels Via, 1969, p. 237, a créé une sous-famille spéciale, les † Xanthopsinae, intermédiaire entre Carpiliinae et Menippinae), il faudrait recourir au sternum thoracique pour déceler s'il s'agit d'un plastron carpilien, d'un plastron ménippien, d'un plastron de *Xantho*, etc. Les affinités de ces genres s'en trouveraient mieux précisées et l'on pourrait avoir un aperçu de la souche des † *Palaeocarpilius* et, plus largement, des Carpiliinae.

Le genre crétacé † *Caloxanthus* A. Milne Edwards, en lequel Wright et Collins (1972, p. 103) voient l'ancêtre des *Carpilius* et *Palaeocarpilius*, devrait posséder un sternum thoracique bâti sur un plan analogue à celui de ces derniers. L'examen de cette partie anatomique, qui n'a pas été illustrée par les deux paléontologistes, nous donnerait des renseignements précieux sur la filiation supposée, peut-être aussi sur les rapports de *Caloxanthus* avec le genre dont il serait dérivé, † *Diaulax* Bell, stock dynoménien particulier séparé des autres Dynomenidae dès le Jurassique supérieur (Wright et Collins, *ibid.*, p. 55). La famille des Carpiliidae, telle qu'elle est envisagée par ces deux auteurs, proviendrait donc d'un autre stock dynoménien que les Xanthidae. A notre avis, toute hypothèse sur l'origine des Xanthidae devrait tenir compte, en tout premier lieu, des résultats de l'examen minutieux du sternum thoracique chez les fossiles et de sa confrontation avec celui des Carpiliinae.

Nous avons apparenté (Guinot, 1968*c*) aux Carpiliinae deux autres genres actuels, *Euryozius* Miers et *Gardineria* Rathbun, en spécifiant toutefois (*loc. cit.*, p. 330) qu'un hiatus sépare ces derniers des Carpiliinae typiques. Or, le plastron sternal d'*Euryozius*, que nous n'avions pas examiné à l'époque, est différent du plastron carpilien ; nous reviendrons sur ce point dans un autre travail.

Le plastron carpilien diffère du plastron des Xanthidae Xanthinae (*sensu* Balss, 1957), par exemple de celui d'*Atergatis* de Haan, genre auquel on a généralement apparenté *Carpilius* par suite

Source : MNHN, Paris

de la similitude de leur carapace. Cette divergence permet de soustraire le genre *Carpilius* et ses alliés des Xanthinae.

Le plastron ménippien offre quelques similitudes avec le plastron carpilien mais, au terme de notre revue du sternum thoracique chez les Xanthoïdes, nous sommes plus encline à attribuer cette ressemblance à une analogie de grade qu'à un lien phylétique étroit. Chez les Menippinae (*sensu* Balss), les sutures ne sont pas toutes complètes comme chez les *Carpilius* : par exemple, dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), les deux premières sutures, 4/5 et 5/6, ne se rejoignent pas tout à fait médialement.

IV. TENDANCES ÉVOLUTIVES ET NIVEAUX ANAGÉNÉTIQUES DU STERNUM THORACIQUE[1] DANS LES GRANDS GROUPES DE BRACHYOURES STERNITRÈMES

La mise en évidence des similitudes dans le plan fondamental et l'analyse des morphoclines que l'on obtient à l'aide des divers caractères fournis par le plastron sternal rendent possibles des conclusions importantes sur la position taxonomique des divers groupes de Crabes.

L'existence de divisions intermétamériques complètes entre les sternites 4 à 8 fournit l'indice que le genre ou groupe est primitif par rapport au genre ou groupe considéré, chez lequel les sutures transversales sont interrompues par suite de la fusion de certains somites dans la région médiane.

Ainsi, chez certains Crabes assez peu nombreux, des lignes de suture traversent entièrement le plastron, de part en part, en demeurant parfois encore parallèles.

A un stade moins primitif, la première puis la deuxième de ces sutures (suture 4/5 et suture 5/6) s'interrompent plus ou moins loin de l'axe longitudinal antéro-postérieur ; mais, en même temps, les extrémités internes de celles-ci se rapprochent, par suite de leur convergence, parfois très accentuée, dans une zone médiane restreinte. En bref, la fusion des sternites thoraciques, en partie réalisée chez les Brachyoures dans la partie tout à fait antérieure du thorax, c'est-à-dire en avant du sternite 4 (*cf. infra*), gagne de proche en proche la partie postérieure de celui-ci. La perte de la segmentation, qui est déjà la règle pour tous les segments céphaliques, s'étend aux segments thoraciques, en commençant par les premiers pour atteindre finalement les derniers.

Par une telle extension, le lipomérisme intègre l'ensemble des métamères du thorax et, dans les cas extrêmes, le plastron sternal peut constituer une pièce presque indivise, avec sutures transversales présentes seulement sur les régions latérales et sans ligne médiane longitudinale apparente.

Nous départageons les Brachyoures sternitrèmes en les plaçant sous quatre rubriques différentes, qui, en fait, se ramènent à trois, les rubriques 3 et 4 pouvant être confondues.

1. Les quatre sutures transversales ininterrompues
2. Les sutures transversales antérieures incomplètes
   a) suture 4/5 incomplète
   b) sutures 4/5 et 5/6 incomplètes
   c) sutures 4/5, 5/6 et 6/7 incomplètes
3. Les quatre sutures transversales incomplètes
4. Cas complexes, avec les quatre sutures transversales incomplètes.

Un tableau récapitulatif est dressé à la fin des rubriques 1, 2 et 4. Pour faciliter l'orientation des carcinologistes, nous avons (à de rares exceptions près) suivi la classification de Balss (1957),

1. Nous n'étudierons pas ici la morphologie du sternum thoracique chez les Brachyoures péditrèmes, qui fera l'objet d'un prochain article. Parmi les Crabes sternitrèmes, nous avons laissé de côté la plupart des Goneplacidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1655), les Potamidae, certains Corystidae (*sensu* Balss, 1957), tels que les genres *Jonas* Jacquinot et *Gomeza* Gray, ainsi que les Hapalocarcinoidea, en cours d'étude.

Source : MNHN, Paris

même lorsque nous n'étions pas d'accord avec le rangement taxonomique adopté par cet auteur Il est bien évident que nous n'avons pas examiné tous les genres ni toutes les espèces et que des travaux ultérieurs entraîneront des modifications et apporteront des précisions.

1. *LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES ININTERROMPUES*

L'existence de quatre sutures transversales parcourant sans interruption le plastron sur toute sa largeur (y compris sous l'abdomen) correspondrait à une disposition primitive. Une telle disposition, plésiomorphe, peut exister chez des Crabes situés dans des groupes très éloignés.

Si l'on s'en tient à la classification de Balss (1957), les genres qui présentent une telle disposition appartiennent aux familles et sous-familles suivantes :

Corystidae		*Corystes* (pl. 9, fig. 1)
Atelecyclidae	Thiinae	*Thia* (fig. 20A), *Kraussia* (fig. 22A)
Atelecyclidae	Atelecyclinae	*Atelecyclus* (pl. 9, fig. 4, 5)
Cancridae		*Cancer* (pl. 9, fig. 7)
Xanthidae	Xanthinae	*Carpilius* (fig. 21B ; pl. 10, fig. 1, 2, 5)
		Daira (fig. 21C)
		Paraxanthus (fig. 22B)
Xanthidae	Pilumninae	*Pilumnoides* (fig. 21A)

Il est bien évident que cette liste n'est pas exhaustive et que certains autres genres (nous n'avons pas examiné, par exemple, tous les Corystidae ni tous les Atelecyclidae) viendront s'ajouter à ceux déjà nommés.

Nous insistons sur le fait que, pour nous :

1) le genre *Carpilius* Leach n'est pas un Xanthinae mais donne son nom à une famille spéciale, les *Carpiliidae*.

2) les genres *Kraussia* Dana et *Paraxanthus* Lucas sont phylétiquement apparentés mais se trouvent à des niveaux différents.

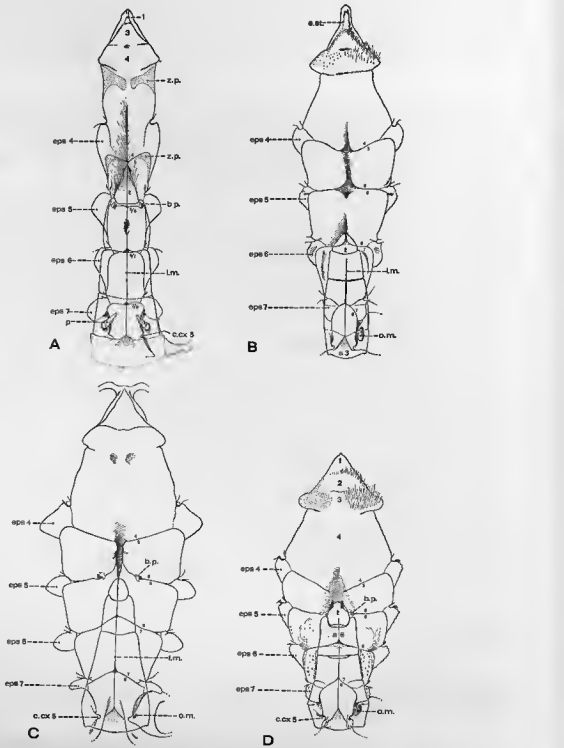
3) le genre *Daira* de Haan n'appartient pas aux Xanthidae et serait plutôt un Oxyrhyncha, certes peu typique mais apparenté, peut-être, à *Dairoides* Stebbing.

Plusieurs de ces genres à sutures thoraciques ininterrompues, complètes, offrent d'autres caractéristiques qui les placent manifestement à part des autres Brachyoures : c'est le cas de *Daira*, de *Carpilius*, de *Pilumnoides*, de *Corystes*, genres dont il est question à plusieurs reprises dans ce travail.

Nous n'incluons pas dans ce premier groupe de Crabes le genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B) : il présente une structure du plastron un peu particulière ; en fait, on doit le ranger dans la catégorie des Crabes à sutures 4/5 et 5/6 incomplètes. Il en est de même pour le genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C), qui se trouve, semble-t-il, à un stade un peu plus avancé.

Chez tous ces Crabes, les sutures apparaissent parallèles ou subparallèles, sensiblement équidistantes, laissant entre elles un espace assez grand. En principe, c'est l'indice d'une individualisation des somites et d'une organisation régulière du squelette apodémien intersegmentaire. Ainsi, dans le

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

genre *Thia*[1] Leach, caractérisé par son plastron extrêmement étroit et son long sternite 4 (fig. 20A), la structure interne (pl. 9, fig. 9) est bien le reflet de la disposition externe, avec sa simplicité métamérique ; les endosternites sont parallèles, équidistants, sans confluence. Continus sur toute leur largeur et jointifs médialement à l'emplacement de l'invagination de la plaque médiane, ils forment, chacun, une muraille élevée, perpendiculaire au plancher sternal, divisant la cavité thoracique en compartiments segmentaires bien séparés. Il n'y a qu'une faible convergence pour le raccord, par l'intermédiaire de la lame de jonction, avec les endopleurites, relativement peu développés. Chez *Thia*, les somites sont tout à fait individualisés.

Dans le genre *Atelecyclus* Leach (pl. 9, fig. 4, 5), les sutures sternales continues sont remarquablement parallèles et équidistantes. Les endosternites correspondants se rejoignent sur une puissante plaque médiane qui se prolonge, loin en avant sur le sternite 4, par une forte crête, reconnaissable à un sillon qui creuse longitudinalement la surface externe du plastron.

Dans le genre *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), les sutures sternales sont bien continues et parallèles, la plus antérieure (4/5) s'abaissant très légèrement vers la suivante (5/6) dans la cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales correspondantes se rejoignent médialement, la première confluant un peu vers la deuxième. Sur la photographie que nous publions (pl. 12, fig. 3) du système endophragmal de *Pilumnoides perlatus* (Poeppig), on ne voit pas les lames endosternales car elles sont cachées par le repli médian très large et élevé en direction oblique que forme l'endosternite 4/5. Ce genre, attribué à tort aux Xanthidae Pilumninae (*cf.* Balss, 1957, p. 1653), se trouve à un niveau primitif (*cf. infra*).

Toutefois, à cette apparente régularité des sutures sur le plastron peut correspondre une disposition interne un peu plus compliquée. Du reste, en examinant de près le sternum thoracique de certains genres à sutures transversales complètes, on peut déceler les signes extérieurs d'un début de complication du squelette intersegmentaire. C'est notamment la présence d'une zone en creux au point de rencontre des sutures et de la ligne médiane. Par exemple, dans le genre *Cancer* (pl. 9, fig. 7), le long du plan sagittal médian, au niveau de la suture 4/5 se trouve une dépression très nette. La suture n'est pas absolument continue : ses deux extrémités ne se rejoignent pas tout à fait au milieu et s'enfoncent en se dirigeant postérieurement. En examinant le système endophragmal (pl. 9, fig. 8) à cet endroit, on voit que ce creux est le lieu de rencontre d'une double invagination : invagination correspondant à la plaque médiane, qui amorce son développement, et invagination de la suture transversale 4/5 en ce même point. Les endosternites droit et gauche correspondant à la suture 4/5 s'appuient sur un épaississement médian assez large, ce qui met une nette séparation entre eux, et convergent fortement vers les lames de la suture suivante (5/6). De même, chez *Carpilius* Leach (fig. 21B ; pl. 10, fig. 2, 6), un creux médian apparaît très nettement au niveau de la suture antérieure (4/5).

Cette disposition représente sans doute l'étape qui précède l'état de suture incomplète, discontinue. Chez *Daira perlata* (Herbst) (fig. 21C), une zone en creux se trouve médialement au niveau de la suture 4/5 et aussi de la suture 5/6. L'examen du système endophragmal (pl. 17, fig. 6) montre une légère discontinuité médiane des lames correspondant à ces sutures et leur confluence très prononcée, ce qui n'apparaît pas extérieurement sur le plastron.

1. Actuellement, une seule espèce est reconnue dans le genre *Thia* Lesch, 1814 : c'est *Thia scutellata* (Fabricius) (*cf.* Zariquiey, 1968, p. 343), qui habiterait à la fois l'Atlantique et la Méditerranée. Or nous avons trouvé des différences, dont celle concernant l'appareil d'accrochage, entre un échantillon de Méditerranée déterminé *Thia residua* (Herbst) (très nombreux spécimens récoltés par Zariquiey) et deux échantillons identifiés *Thia polita* Leach, provenant l'un de Naples et l'autre de « La Ruda, A. E. Malard, 1907 ».

Dans notre texte, nous avons conservé les appellations qui figurent sur les étiquettes des échantillons du Muséum national d'Histoire naturelle, mais nous nous proposons de reprendre cette question, à la nomenclature compliquée, et, peut-être, de décrire comme nouvelle l'une des espèces.

Fig. 20. — Sternum thoracique. (Pilosité non représentée).

A, *Thia residua* (Herbst), ♂ 17,7 × 19 mm, Méditerranée, Zariquiey coll. (MP) (× 5). B, *Pseudocorystes sicarius* (Poeppig), ♂ 55 × 50 mm, Chili, Valparaiso, Porter det. (MP) (× 2). C, *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 39,5 × 34 mm, Cap de Bonne-Espérance (MP-B3924S) (× 2,3). D, *Peltarion spinulosum* (White), ♂ 52,6 × 57 mm, Cap Horn (MP) (× 2). Chez *Thia*, il y a coïncidence des crochets sternaux et des angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez *Pseudocorystes*, où l'abdomen est très court, il n'y a pas de dispositif d'accrochage. Chez *Nautilocorystes* et chez *Peltarion*, les crochets sternaux sont présents mais ne peuvent pas être coiffés par les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, placé en retrait. *Pour les abréviations, voir p.* 297-298.

Source : MNHN, Paris

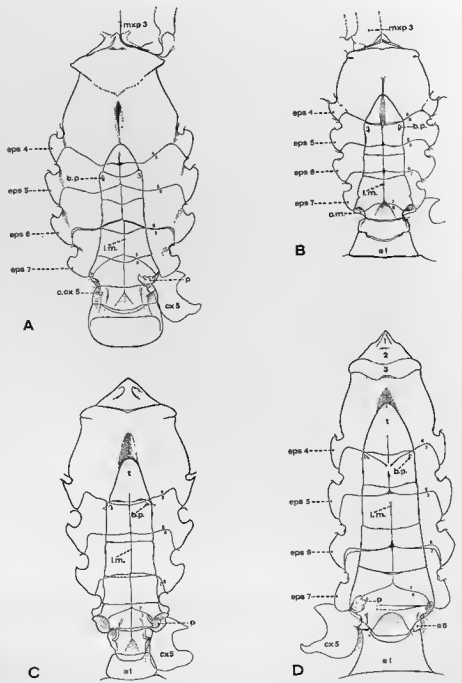


FIG. 21. — Sternum thoracique. (Pilosité et ornementation non représentées). A, *Pilumnoides perlatus* (Poeppig), ♂ 9,8 × 19 mm, Chili, PORTER det., BOUVIER verif. (MP) (× 4,3) ; B, *Carpilius maculatus* (Linné), ♂ 84 × 112 mm, Hikueru, FOREST et GUINOT det. (MP) (× 0,7) ; C, *Daira perlata* (Herbst), ♂ 23 × 33 mm, Tahiti, FOREST et GUINOT det. (MP) (× 3) ; D, *Actumnus setifer* (de Haan), ♂ 11 × 15 mm, Madagascar, MILLOT 405, BALSS det. (MP) (× 5,6). *Pour les abréviations, voir p.* 297-298.

Parmi les Crabes à sutures transversales ininterrompues, tous certainement primitifs, ce qui, en plus, distingue des autres les genres tels que *Corystes* ou *Thia* c'est que tous les sternites thoraciques sont disposés sur un plan à peu près horizontal et sont parfaitement visibles. Cela est dû à l'absence d'une véritable cavité sterno-abdominale et à l'extrême brièveté de l'abdomen, qui laisse à découvert

Source : MNHN, Paris

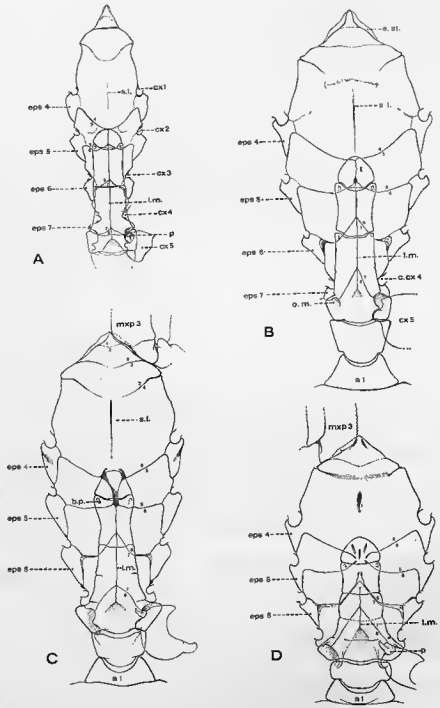


FIG. 22. — Sternum thoracique. (Pilosité et ornementation non représentées). A, *Kraussia rugulosa* (Krauss), ♂ 18 × 22 mm, Nagasaki, James JORNAN 1911 (MP) (× 5). B, *Paraxanthus barbiger* (Poeppig), ♂ 57,5 × 85,5 mm, Chili, lectotype de *Paraxanthus hirtipes* H. MILNE EDWARDS et LUCAS (MP-B2736S) (× 1,3) ; C, *Cyclozanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 37,5 × 57 mm, Chili, M. d'ORBIGNY (MP) (× 2,2) ; D, *Xantho incisus incisus* (Leach), ♂ 31 × 54 mm, Roscoff, FOREST coll. (MP) (× 1,8).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

les sutures antérieures. Chez d'autres genres où se creuse, parfois profondément, une cavité destinée à recevoir l'abdomen, le tracé des sutures suit un plan horizontal sur les côtés du plastron, puis oblique sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, pour se terminer dans le fond de celle-ci.

La persistance de la métamérie dans la moitié postérieure du plastron peut faire soupçonner une parenté réelle entre les Crabes ainsi conformés. Toutefois, les indices ainsi offerts doivent être étayés par d'autres considérations. Le caractère *lignes de sutures thoraciques complètes* étant plésiomorphe, il ne peut pas nous donner la preuve de l'origine commune. En revanche, la métamérie conservée sur le plastron peut nous servir, comme élément constitutif de la symplésiomorphie, pour la détermination du grade.

En voici un exemple : à côté de divers caractères plésiomorphes (cadre buccal, antenne relativement mobile), *Kraussia* Dana (fig. 22A) et *Parazanthus* Lucas (fig. 22B) ont des plastrons presque identiques, avec notamment toutes les sutures (4/5 à 7/8) complètes. Le plastron est seulement un peu plus élargi, notamment en avant, chez *Parazanthus*. Les épisternites sont pareillement délimités ; les sutures suivent le même parcours ; cavité sterno-abdominale et abdomen sont similaires dans les deux genres. La communauté de structure du sternum thoracique permet d'apparenter ces deux genres que l'on n'a jamais rapprochés. Dans la classification de Balss (1957, p. 1637 et 1649), *Kraussia* est un Atelecyclidae de la sous-famille des Thiinae, et *Parazanthus* (que l'on a généralement placé à tort près de *Platyxanthus* et ses alliés ; *cf.* sous Platyxanthinae, p. 94) fait partie des Xanthidae Xanthinae. Le système de classification devrait dorénavant montrer les affinités de *Kraussia* et de *Parazanthus*, en même temps que mettre en valeur le passage de ces genres vers d'autres genres tels que *Cycloxanthops* Rathbun et *Xantho* Leach (*cf. infra*).

Le tableau récapitulatif ci-dessous (tabl. 1) montre bien que les sutures transversales ininterrompues se rencontrent chez des Crabes phylétiquement éloignés. Il n'y a guère de liens, par exemple, entre *Corystes*, *Carpilius* et *Pilumnoides*.

Tableau 1. Récapitulation des genres ou groupes caractérisés par quatre sutures transversales ininterrompues

Brachygnatha	Brachyrhyncha	Corystidae		*Corystes*
—	—	Atelecyclidae	Atelecyclinae	*Atelecyclus*
—	—		Thiinae	*Thia*, *Kraussia* [1]
—	—	Cancridae		*Cancer*
—	—	Xanthidae		*Carpilius*, *Parazanthus*, *Pilumnoides*
Brachygnatha	Oxyrhyncha	? Parthenopidae		*Daira* (à notre avis, non un Xanthidae).

2. *LES SUTURES TRANVERSALES ANTÉRIEURES INCOMPLÈTES*

La fusion entre les somites, qui se manifeste sur le plastron sternal par l'interruption médiane des lignes de suture intersegmentaires entre des sternites consécutifs, se fait, au cours du processus évolutif, d'avant en arrière. C'est donc d'abord la première suture (4/5) qui sera interrompue, puis la deuxième (5/6), enfin les deux dernières (6/7 et 7/8). Sur des plastrons encore étroits, ce sont seulement la ou les sutures antérieures qui vont disparaître dans la zone médiane, et leurs extrémités internes seront encore à une faible distance l'une de l'autre. Sur des plastrons élargis, ce sont aussi les limites entre les métamères postérieurs qui vont être interrompues : les extrémités d'une même suture sont

1. En fait, à ranger auprès de *Parazanthus*.

Source : MNHN, Paris

éloignées mais les terminaisons internes des diverses sutures convergent dans une zone centrale restreinte. La segmentation primitive n'est plus visible dans la portion médiane du plastron.

Ainsi, corrélativement à l'élargissement et au tassement du plastron, la fusion gagne un plus grand nombre de somites et s'opère sur une plus large partie de la zone médiane. Certains plastrons extrêmement élargis montrent des sutures toutes incomplètes, confinées sur les bords, du sternite 4 au sternite 8, avec une très vaste région médiane indivise (*cf.* Hymenosomatidae).

Le fait qu'une ligne de suture montre une ébauche d'interruption, avec un faible espace entre ses deux terminaisons, n'entraîne pas du même coup la fusion intime des deux somites successifs concernés. Par exemple, dans le squelette endophragmal de *Perimela* Leach, aux sutures antérieures incomplètes, les lames endosternales invaginées à la limite des somites 4-5 et 5-6 s'appuient sur un épaississement médian et il n'y a pas encore de différence sensible entre cette disposition et celle des genres précédents.

L'épaississement médian que nous venons de mentionner ne se traduit pas sur l'exosquelette du plastron par un sillon ; il correspond, en fait, au fond de la cavité sterno-abdominale, qui forme une surface plane, une sorte de méplat plus ou moins large. Du côté interne, la cavité sterno-abdominale apparaît comme une saillie plus ou moins élevée, plus ou moins encaissée et au fond plus ou moins étalé, plus ou moins plat (*cf.* le chapitre IV). Le fond de cette cavité constitue une sorte de barre, d'épaisseur variable, sur laquelle viennent s'appuyer les lames endosternales ; il est localement surmonté par la plaque médiane, laquelle, occupe selon les cas un nombre différent de somites.

Dans le genre *Actumnus* Dana, tel qu'on l'a conçu jusqu'à présent, nous avons observé que le plastron, relativement étroit et extrêmement bombé, permettait de distinguer deux groupes. Dans le premier, représenté par *Actumnus setifer* (de Haan) (fig. 21D), seule la suture 4/5 est incomplète, avec deux terminaisons internes obliquant fortement vers l'arrière ; la suture 5/6 est continue, avec seulement une dépression médiane.

Dans l'autre groupe d'*Actumnus*, représenté par *A. tessellatus* Alcock, la suture 5/6 est interrompue, tout comme la précédente, très près de la ligne médiane ; les extrémités internes des deux lignes de suture antérieures 4/5 et 5/6 convergent au fond de la dépression abdominale. Les deux sutures postérieures, 6/7 et 7/8, sont complètes.

Quant au caractère des sutures 4/5 et 5/6, le premier groupe d'*Actumnus* se distingue des Pilumninae (*sensu* Balss), par exemple de *Pilumnus* Leach (fig. 24A), qui possèdent les deux sutures antérieures discontinues (*cf. infra*).

Nous avons relevé, à l'intérieur du genre *Actumnus* Dana *s.l.* d'autres différences, plus visibles, concernant le plastron (sternite 8, épisternite 7 ; *cf. infra*). De nombreux traits différentiels touchant d'autres régions du corps séparent ces deux groupes d'espèces que nous définirons dans une publication ultérieure consacrée au genre *Actumnus*.

Dans le genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C), à cavité sterno-abdominale à peine excavée, les deux premières des quatre sutures transversales, c'est-à-dire les sutures 4/5 et 5/6, ne sont pas tout à fait complètes : elles s'interrompent tout près de la ligne médiane et ne laissent entre leurs extrémités internes qu'un très faible espace, les terminaisons de la suture 5/6 confluant vers les terminaisons de la précédente. Les sutures suivantes 6/7 et 7/8 sont continues et apparaissent parallèles, à peu près équidistantes, tout comme les sutures 4/5 et 5/6. L'extrémité de l'abdomen mâle, lequel est très court, se trouve en retrait de la suture 5/6, de sorte que les deux premières sutures sont découvertes sur toute leur étendue (comme dans le genre *Corystes* Leach). Il n'y a pas correspondance entre les crochets pointant à la base du sternite 5 et les fossettes sous-abdominales : l'accrochage de l'abdomen ne peut donc pas se réaliser.

Le genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (6g. 20B) offre sensiblement la même disposition.

Le genre *Perimela* Leach a ses quatre sutures sternales disposées comme chez *Nautilocorystes*, mais l'abdomen mâle, reçu dans une véritable cavité sterno-abdominale, recouvre les deux premières sutures (4/5 et 5/6). La famille des Cancridae (*sensu* Balss, 1957, p. 1636) contient donc un genre, *Cancer* Linné, à sutures toutes continues, et un genre, *Perimela*, dont les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement.

Source : MNHN, Paris

Dans les deux genres étroitement apparentés, *Telmessus* White (pl. 25, fig. 3 : femelle) et *Erimacrus* Benedict (pl. 25, fig. 1, 2 : femelle), à cavité sterno-abdominale nettement creusée et à abdomen allongé (le telson recouvre la suture 4/5), les sutures 4/5 et 5/6 sont presque jointives, sans toutefois être parfaitement continues ; les sutures suivantes sont complètes. Comme chez *Nautilocorystes*, les quatre sutures sont équidistantes, largement séparées, subparallèles.

Dans le genre *Peltarion* Jacquinot (fig. 20D), comme dans les genres précédents, les sutures 4/5 à 7/8 sont équidistantes et parallèles sur une grande partie de leur parcours. Les terminaisons internes de la suture 4/5 et aussi celles de la suture 5/6 sont écartées. Dans ce genre, le dernier segment du court abdomen mâle atteint tout juste (et ne la recouvre pas chez certains spécimens) la suture 5/6, laquelle remonte beaucoup vers la précédente. Il s'ensuit que la suture 4/5 passe très en avant de l'abdomen. Nous verrons qu'une autre conséquence — si l'on peut dire — de cette brièveté de l'abdomen est la non-coïncidence des crochets sternaux (sur la suture 5/6) avec les fossettes situées dans les angles latéro-postérieurs, très étirés vers l'avant, du sixième segment abdominal. La ligne médiane offre un tracé spécial dans le genre *Peltarion* (*cf. infra*).

L'examen du squelette endophragmal d'un mâle (pl. 11, fig. 1) et d'une femelle (pl. 11, fig. 2) de *Peltarion spinulosum* (White) montre que, dans les deux sexes, les parties gauche et droite des endosternites 4/5 et 5/6 s'appuient pareillement sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale. En revanche, il existe un très net dimorphisme sexuel en ce qui concerne les replis médians : ceux des deux endosternites 4/5 et 5/6 sont beaucoup plus développés chez le mâle où ils constituent deux larges nappes foliacées, obliques, tandis que chez la femelle ne s'étendent que de simples apophyses. Ces nappes ou apophyses symétriques, bien que très rapprochées, ne se rejoignent pas au-dessus de la partie médiane du plancher sternal et constituent une muraille (mâle) ou un pont (femelle) incomplet. Les apophyses de l'endosternite 3/4, qui sont analogues dans les deux sexes, ne se rejoignent pas non plus médialement. Les endosternites 6/7 et 7/8 sont continus et convergent beaucoup vers l'avant ; ils s'étalent peu, surmontent la plaque médiane et se raccordent aux vastes ailes de la selle turcique.

Dans le genre *Trachycarcinus* Faxon, qui possède une assez large cavité abdominale et un abdomen plus allongé, les sutures 4/5 et 5/6 sont discontinues, avec un large espace entre les terminaisons internes ; les sutures 6/7 et 7/8 sont continues et confluent beaucoup vers l'avant.

La disposition comportant les deux premières lignes de sutures transversales incomplètes et les deux dernières continues, se rencontre chez un certain nombre de Crabes. On pourra alors les différencier selon la largeur de la zone médiane indivise, qui indique l'étendue de la fusion des somites consécutifs.

Pour clarifier l'exposé, nous allons désormais les passer en revue en les désignant par le nom de leur catégorie taxonomique le plus général, avec toujours comme cadre la classification de Balss, 1957.

Xanthidae (*pro parte*)

Tous les Xanthidae (*sensu* Balss, 1957) possèdent les deux sutures 4/5 et 5/6 interrompues et les sutures 6/7 et 7/8 complètes, à l'exception (au moins) des genres *Carpilius* Leach, *Daira* de Haan, *Paraxanthus* Lucas, *Pilumnoides* Lucas, chez lesquels les quatre sutures transversales postérieures sont ininterrompues, et du genre *Actumnus* pro parte, chez lequel la suture 4/5 est seule interrompue. Signalons dès à présent que nous ne rangeons pas parmi les Xanthidae le genre *Daira*, qui appartiendrait aux Oxyrhyncha et pourrait être placé au voisinage du genre *Dairoides* Stebbing.

Examinons tout d'abord certains Xanthidae Menippinae (*sensu* Balss, 1957, p. 1650). Dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), les sutures 4/5 et 5/6 ne se rejoignent pas tout à fait dans la cavité sterno-abdominale, très profonde à cet endroit, l'extrémité interne de la première s'abaissant et convergeant vers l'extrémité de la deuxième. Le degré d'enfoncement varie selon les espèces de *Menippe* : il est, par exemple, plus accentué chez *M. nodifrons* Stimpson que chez *M. mercenaria* (Say). La conformation avec sutures antérieures discontinues n'est valable que pour le mâle car, chez la femelle

Source : MNHN, Paris

(fig. 40B), les sutures 4/5 et 5/6 traversent de part en part le plastron sans interruption médiane. Le squelette endophragmal de *Menippe mercenaria* (Say) (pl. 12, fig. 2) montre les endosternites 4/5 et 5/6 confluant et s'appuyant sur la barre formée par le fond, très étroit, de la cavité sterno-abdominale ; l'endosternite 6/7 est continu et surplombé par la plaque médiane.

Dans le genre *Dacryopilumnus* Nobili, genre ménippien, le sternum thoracique est étroit, avec des bords subparallèles (pl. 25, fig. 7 : femelle).

Nous avons examiné *D. eremita* Nobili, espèce de petite taille. Les sutures 4/5 et 5/6 sont difficilement discernables dans la relativement large cavité sterno-abdominale qui, dans son fond, présente à son tour un creux prononcé. Il semble que la suture 4/5 soit interrompue et que les sutures 5/6 et 6/7 convergent fortement vers l'avant.

Dans le genre *Eriphia* Latreille (pl. 12, fig. 5), les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent, au fond d'une large cavité abdominale assez peu excavée, en laissant entre leurs terminaisons internes un espace un peu plus grand que chez *Menippe*. Le système endophragmal d'*Eriphia spinifrons* (Herbst) (pl. 12, fig. 6) est analogue à celui de *Menippe* : les endosternites 4/5 et 5/6 s'interrompent très franchement dans la zone médiane, tandis que l'endosternite 6/7 confluе fortement vers les précédents, en avant de la plaque médiane. Par rapport à *Menippe*, chez *Eriphia*, les parties droite et gauche de l'apophyse 3/4 sont très développées et se recourbent vers l'arrière, en se rejoignant, sans se souder, dans la zone médiane ; de même, les replis médians des endosternites 4/5 et 5/6, au lieu d'être foliacés comme chez *Menippe*, forment des apophyses pointant dans la partie médiane de la cavité thoracique.

Le genre *Globopilumnus* Balss a les sutures disposées comme dans le genre *Menippe*, à la différence que l'interruption, à faible distance, des sutures intermétamériques se fait dans une cavité sterno-abdominale peu excavée.

Chez d'autres Menippinae, comme *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4) et *Ozius* Desmarest, les deux premières sutures convergent beaucoup l'une vers l'autre et sont presque jointives, non dans la zone médiane mais sur les flancs de la cavité sterno-abdominale ; la suture 6/7 n'est pas non plus continue et se sépare en deux sillons remontant fortement pour aboutir non loin des sutures 4/5 et 5/6. L'examen des lames endosternales correspondant à ces sutures montre qu'elles s'interrompent médialement et confluent fortement : en avant de l'étroite zone de confluence du sternite s'élève une lame saillante correspondant au sillon longitudinal du sternite 4 ; en arrière, une lame médiane développée correspond à la ligne médiane des sternites 7 et 8.

Chez tous les Menippinae que nous avons examinés, une zone membraneuse longe la suture 6/7 ; au niveau de l'épisternite 6, elle apparaît parfois très nettement sur le plastron.

La confluence assez loin de l'axe médian et la réunion des terminaisons internes des deux premières sutures n'est pas rare. Ainsi, chez *Euryozius bouvieri* (A. Milne Edwards), les terminaisons se réunissent sur le bord de la cavité sterno-abdominale et se continuent dans le fond de celle-ci par un sillon unique : il s'ensuit que le sternite 5 forme de part et d'autre une aire triangulaire, close du côté interne. D'autres Brachyoures, notamment des Majidae comme *Oregonia gracilis* Dana, possèdent un sternite 5 ainsi divisé en deux aires triangulaires, écartées l'une de l'autre et portant les crochets de l'appareil d'accrochage, lesquels se trouvent situés très latéralement sur le sternum mais peuvent néanmoins s'attacher aux fossettes correspondantes, placées sur les bords d'un abdomen notablement élargi. Chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), chaque portion du sternite 5 est tronquée du côté interne : la fusion médiane des somites 4 et 5 est bien visible extérieurement.

Examinons maintenant les Xanthidae Pilumninae (*sensu* Balss, 1957, p. 1651). Dans le genre *Pilumnus* Leach (fig. 24A), les deux sutures antérieures sont interrompues dans la zone médiane : l'examen du système apodémien intersegmentaire montre que les lames endosternales correspondantes ne sont pas jointives, laissent entre elles un espace, ce qui indique bien la fusion, partielle, du somite 4 avec le somite 5 et celle du somite 5 avec le somite 6. La suture 6/7 est continue.

Source : MNHN, Paris

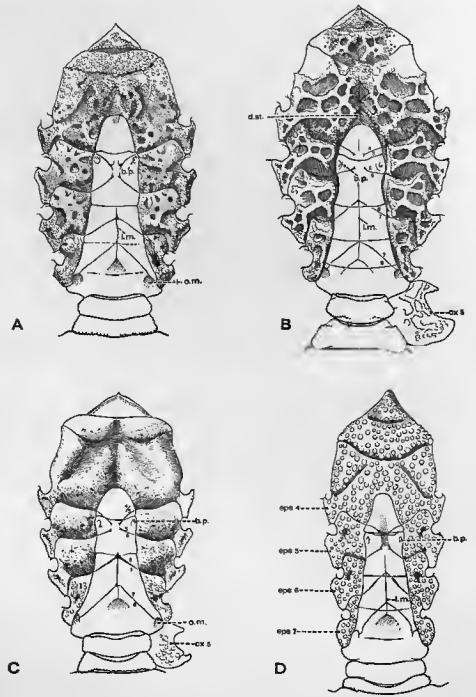


Fig. 23. — Sternum thoracique chez divers Xanthidae (*sensu* Balss, 1957). (Pilosité et ornementation non représentées). A, *Euxanthus sculptilis* Dana, ♂ 25 × 38 mm, Sumatra, Beaudouin coll. (MP) (× 2,8) ; B, *Glyptoxanthus erosus* (Stimpson), ♂ 18 × 25,5 mm, Floride (MP) (× 4) ; C, *Carpoporus papulosus* Stimpson, ♂ 10,4 × 16,4 mm, Floride (ex USNM 15006 pt) (MP) (× 6) ; D, *Guinotellus melvillensis* Serène, holotype, ♂ juv. 12 × 14 mm, Sulu Sea, Pelé Exp. (MP) (× 7,2).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

Rappelons que le genre *Pilumnoides* Lucas, rangé par Balss (1957, p. 1653) et les autres carcinologistes dans les Pilumninae malgré la présence de pléopodes 1 et 2 de type non pilumnien, appartient à la première catégorie de Crabes, c'est-à-dire à ceux qui possèdent quatre sutures transversales complètes (fig. 21A). Nous reviendrons plus loin sur la position systématique de ce curieux genre.

Chez les Xanthinae (*sensu* Balss, 1957), typiquement, les deux premières sutures (4/5 et 5/6) sont interrompues dans le fond de la cavité sterno-abdominale en confluant nettement l'une vers l'autre. La suture 6/7 est continue ; elle est parallèle aux précédentes sur les côtés du plastron mais, dans la cavité sterno-abdominale, elle se présente sous forme de deux sillons convergeant fortement vers l'avant. La dernière (7/8) converge également, plus ou moins, vers la précédente.

Dans le genre *Pseudoliomera* Odhner (fig. 24B), les terminaisons internes des sutures antérieures, surtout celles de la suture 5/6, sont extrêmement rapprochées. Elles sont assez proches dans les genres *Euxanthus* Dana (fig. 23A), *Carpoporus* Stimpson (fig. 23C) et *Guinotellus* Serène (fig. 23D), plus éloignées chez *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards (fig. 23B).

Cette disposition se rencontre chez le genre *Cycloxanthops* Rathbun (fig. 22C), à plastron allongé, étroit et à cavité sterno-abdominale très encaissée. A noter que les épisternites 4 à 6 sont délimités par un sillon et qu'une zone membraneuse longe la suture 6/7 dans sa partie exposée, non recouverte par l'abdomen. Le système endophragmal de *Cycloxanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas) (pl. 11, fig. 8) montre une puissante muraille correspondant aux deux lames symétriques de l'endosternite 4/5, raccordées sur l'extrémité surélevée de la profonde cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales paires 5/6, également très hautes, s'appuient symétriquement sur la barre formée par le fond de cette même cavité. Ces deux premières paires d'endosternites, surtout 4/5, forment de vastes replis médians. Les endosternites 6/7 et 7/8 se rejoignent sur la plaque médiane, très développée.

Le sternum thoracique du genre *Cycloxanthops* révèle les affinités de ce genre avec les genres *Paraxanthus* (fig. 22B) et *Kraussia* (fig. 22A), à la différence que, chez ces derniers, le plastron est encore plus étroit et que toutes les sutures sont continues. La comparaison du squelette endophragmal de *Cycloxanthops* (pl. 11, fig. 8) et de *Kraussia* (pl. 11, fig. 7) confirme la proximité de ces deux genres. La classification proposée devra témoigner de ces affinités, tout en tenant compte du fait que *Cycloxanthops* représente une branche plus avancée.

Le genre *Xantho* Leach possède un sternum thoracique (fig. 22D) et un système endophragmal (pl. 11, fig. 9) qui nous semblent dérivés des dispositions anatomiques caractérisant *Cycloxanthops*. Dans le genre *Xantho*, le plastron est seulement plus court, plus élargi, aussi bien au niveau du sternite 4 qu'au niveau des sternites 7 et 8 ; les épisternites ne sont pas aussi nettement délimités. En revanche, bien que moins développée, la partie antérieure du plastron, correspondant aux sternites 1 à 3, est encore sillonnée, comme chez *Cycloxanthops* ; une zone membraneuse longe également la suture 6/7. Les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent, leurs extrémités respectives confluant fortement de part et d'autre du plan médian. Les sutures 6/7 et 7/8 remontent beaucoup vers l'avant.

L'examen du squelette endophragmal de *Xantho* (pl. 11, fig. 9) montre la confluence des endosternites 4/5 et 5/6 ; chaque lame est séparée de la lame symétrique par la barre que forme le fond de la cavité sterno-abdominale. Le raccourcissement et l'élargissement de la selle turcique sont manifestes. Cette structure est proche de celle rencontrée chez *Kraussia* (pl. 11, fig. 7) et, surtout, chez *Cycloxanthops* (pl. 11, fig. 8). On notera principalement chez *Xantho* l'élargissement de la cavité thoracique et l'interruption médiane des endosternites 4/5 et 5/6, mais le plan fondamental demeure similaire. Comme chez *Kraussia* et *Cycloxanthops*, les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis médians, vastes et foliacés, qui remplissent la majeure partie de la cavité thoracique.

Le même type de conformation des lignes de suture se retrouve chez les Actaeinae de Haan, sous-famille que nous avons récemment rétablie (Guinot, 1976). Il caractérise notamment le genre *Actaea* de Haan.

Chez les Polydectinae Dana, sous-famille que nous avons également réhabilitée (Guinot, *ibid.*), la disposition est sensiblement la même : selon les espèces, les terminaisons internes des deux sutures

Source : MNHN, Paris

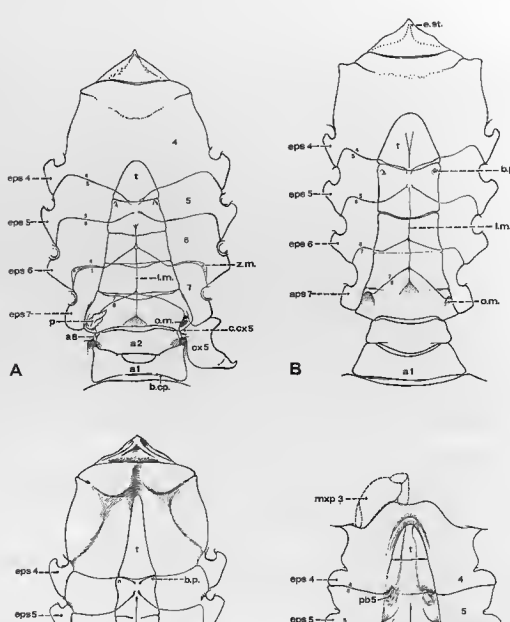


Fig. 24. — Sternum thoracique chez trois genres de Xanthidae (*sensu* Balss, 1957) et chez un Pinnoteridae. (Ornementation et pilosité non représentées). A, *Pilumnus hirtellus* (Linné), ♂ 17,8 × 24 mm, mer Noire, Constanta, parmi les Moules, 3 m, Bacescu det. et leg. (MP) (× 4). On remarque la portion du sternum 8 visible entre le deuxième segment abdominal et la coxa de p5 ; B, *Pseudotiomera granosimana* (A. Milne Edwards), ♂ 23 × 38 mm, Tahiti, Ranson coll., Forest et Guinot det. (MP) (× 3,2). Les deux premières sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues à très faible distance l'une de l'autre ; C, *Halimede ochtodes* (Herbst) (ou aff. *ochtodes*), ♂ 23 × 29,2 mm, Molusques, Mariel King Memorial Exp. 1970, st. AN I/2, 14-16 fath., Serène det. (× 3,2) ; D, *Ostracoteres tridacnae* (Rüppell), ♂ 9 × 8,6 mm, Suez, L. Vaillant, G. Nobili verif. 1905 (MP) (× 6,5) (l'abdomen n'a été représenté que sur le côté droit). A noter le double appareil d'accrochage de l'abdomen : une paire de protubérances sur le sternite 5 ; une paire, plus petite, sur le sternite 4. *Pour les abréviations, voir p.* 297-298.

Source : MNHN, Paris

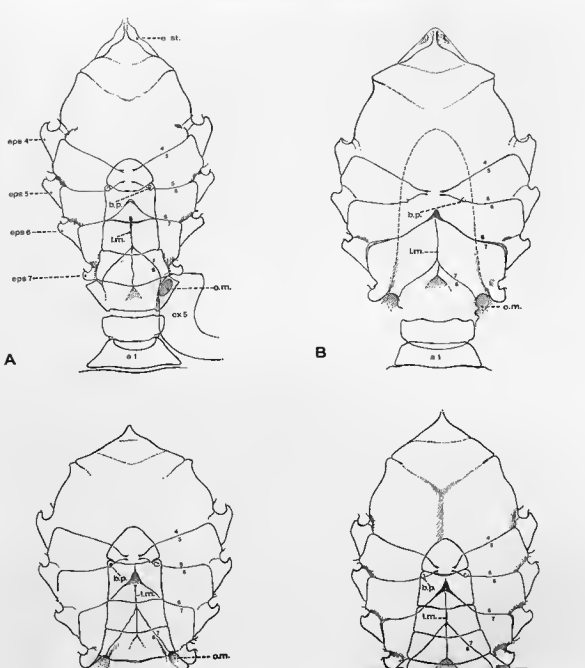


Fig. 25. — Sternum thoracique du mâle chez les Platyxanthinae Guinot, 1977 (Pilosité non représentée).
A, *Platyxanthus orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 79 × 121 mm, M. Wedell coll. (MP-B2772S) (grandeur nature) ; B, *Platyxanthus crenulatus* A. Milne Edwards, syntype, ♂ 41 × 57 mm, M. d'Orbigny, Patagonie (MP) (× 1,8) ; C, *Homalaspis plana* (H. Milne Edwards), ♂ 35 × 53 mm, Chili, C. E. Porter 1911, Bouvier det. (MP) (× 3,2) ; D, *Pelaeus armatus* Eydoux et Souleyet, syntype, ♂ 38 × 58 mm, la « Bonite », ? « îles Sandwich » (localité sans doute inexacte) (MP) (× 3,5).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

antérieures sont seulement plus ou moins éloignées (*Polydectus* H. Milne Edwards : 6g. 19A ; deux espèces de *Lybia* H. Milne Edwards : fig. 19B, 19C).

La nouvelle catégorie que nous avons détachée des Xanthidae (*sensu* Balss, 1957), les Platyxanthinae Guinot, 1977, comporte les genres *Platyxanthus* A. Milne Edwards, *Pelaeus* Eydoux et Souleyet et *Homalaspis* A. Milne Edwards. Chez ces Crabes, les deux sutures antérieures sont discontinues médialement et confluent très fortement. La suture 6/7 est continue mais, dans la partie sous-abdominale, elle converge beaucoup vers la précédente et apparaît surmontée d'une zone membraneuse. La suture 7/8 suit un tracé analogue à celui de la suture 6/7, c'est-à-dire qu'elle remonte vers l'avant. La disposition est la même dans le genre *Platyxanthus*, aussi bien chez *P. orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas) (fig. 25A) que chez *P. crenulatus* A. Milne Edwards (fig. 25B), dans le genre *Pelaeus* Eydoux et Souleyet (*P. armatus* Eydoux et Souleyet : 6g. 25D), et dans le genre *Homalaspis* A. Milne Edwards [*H. plana* (H. Milne Edwards) : fig. 25C]. Le squelette endophragmal, que nous avons examiné chez *Platyxanthus* (pl. 12, fig. 9), montre bien la confluence des endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 dans une zone restreinte. Les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis qui ne s'avancent pas au-dessus de la partie médiane du plancher sternal et sont plutôt latéraux. Quant à la selle turcique, elle est très élargie et courte.

Chez les Trichiinae de Haan, sous-famille que nous avons séparée dans un récent travail (Guinot, 1976), des zones membraneuses se situent fréquemment entre les terminaisons suturales lorsque les divisions intersegmentaires ne sont pas continues, ou suivant l'axe médian lorsqu'elles sont complètes (fig. 26, 34, 35). Cela est très net, par exemple chez *Trichia sakaii* (Balss), au niveau de la suture 6/7, tandis qu'une disposition spéciale caractérise la suture 7/8.

Les genres *Halimede* de Haan et *Parapanope* de Man sont généralement attribués aux Xanthinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1648, 1649). Nous montrerons ultérieurement les étroites affinités qui relient ces deux genres et les réunierons dans une petite catégorie taxonomique à l'écart des Xanthinae. Le plastron sternal, avec ses bords subparallèles, est relativement étroit. La cavité sterno-abdominale est mince et allongée, surtout chez *Halimede* (6g. 24C). Le sternite 4 est parcouru par plusieurs sillons (un sillon antérieur transversal entier, deux sillons latéraux prolongés par une dépression médiane au trajet sinueux, deux sillons obliques symétriques aboutissant à la coxa de p1). Tous les épisternites sont délimités. La suture 4/5 est interrompue. La suture 5/6 est également incomplète, ses deux extrémités internes remontant vers les extrémités de la suture précédente. Les deux sutures 6/7 et 7/8, continues, convergent nettement. La ligne médiane offre un tracé discontinu.

Examinons enfin les Trapeziinae (*sensu* Balss, 1957).

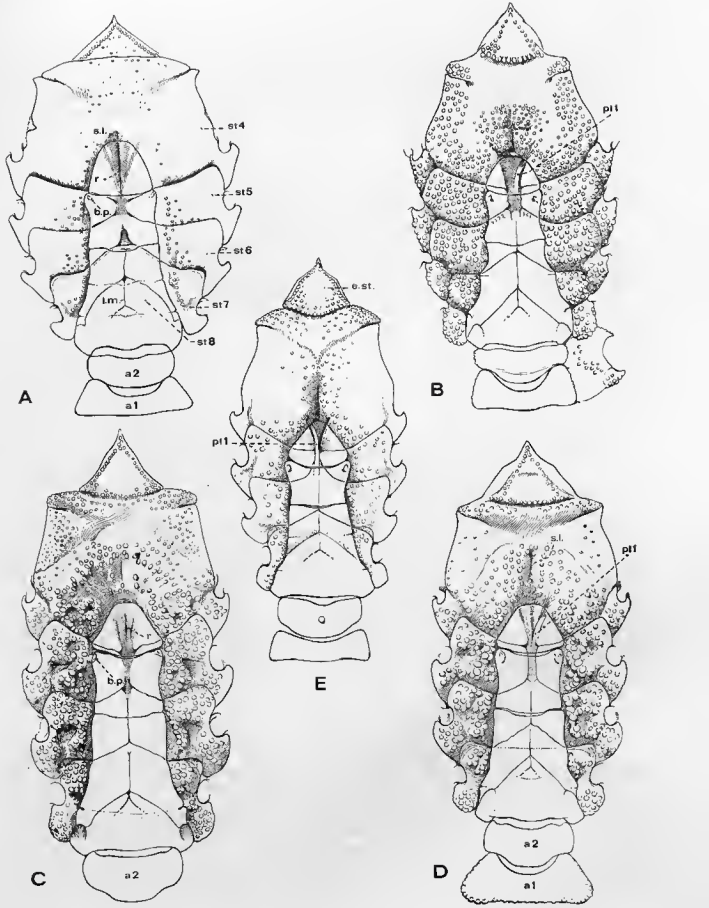
Dans le genre *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues sur une très faible distance, les extrémités internes de la première s'abaissant vers celles de la suture suivante. La suture 6/7 paraît continue mais confluе beaucoup vers les précédentes. La suture 7/8 suit à peu près le même tracé que la suture 6/7. Le système endophragmal (pl. 12, fig. 8) montre l'endosternite 4/5 presque continu, partagé en deux parties, confluant légèrement vers l'endosternite 5/6 : il y a deux lames endosternales 4/5 symétriques, rapprochées mais non jointives. L'endosternite 5/6 consiste en deux lames interrompues, convergeant vers l'avant. Il y a également deux lames 6/7, aux bords remontant vers les lames 5/6 et entre lesquelles s'insère la plaque médiane. Les replis que forment les endosternites 4/5 à 6/7 sont peu développés, confinés dans les régions latérales.

Fig. 26 A-E. — Plastron sternal mâle dans le genre *Banareia* A. Milne Edwards. (La pilosité et l'ornementation ne sont pas représentées).

A, *Banareia armata* A. Milne Edwards, syntype, ♂ 21,5 × 31,5 mm, Nouvelle-Calédonie (MP-B3903S) (× 3) ; B, *Banareia serenei* Guinot, 1976, holotype, ♂ 35 × 52 mm, Vietnam, Nhatrang Bay (ION 47747) (× 2) ; C, *Banareia odhneri* Sakai, ♂ 23,5 × 34 mm, Japon, Kii Nagashima, T. Saeai det. (MP) (× 7,5) (le premier segment abdominal est absent) ; D, *Banareia australis* (Ward), paratype, ♂ 25 × 35 mm, Queensland, Lindeman Island (BM 1960. 2.23.2.) (× 3) ; E, *Banareia palmeri* (Rathbun), ♂ 11 × 14,3 mm, Brésil, Atol das Rocas, Exp. « Calypso » (MP) (× 7,2).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Dans le genre *Quadrella* Dana, la disposition est similaire, avec toutefois une confluence plus prononcée des sutures vers une zone restreinte de la partie médiane du plastron.

Dans le genre *Domecia* Eydoux et Souleyet, les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues sur un plus large espace et leurs extrémités respectives convergent peu les unes vers les autres.

Oxystomata (*pro parte*)

Parmi les Oxystomata (*sensu* Balss, 1957), nous n'avons trouvé chez aucune famille (Doripidae, Calappidae, Leucosiidae) de genres où toutes les sutures sternales soient incomplètes, ininterrompues.

Dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 4, 5), Crabe Calappidae Matutinae nageur mais passant une partie de sa vie enfoui dans le sable, seule la suture 4/5 est interrompue, dans deux fossettes ; les suivantes sont continues ; à noter que, dans la cavité sterno-abdominale, la suture 6/7 confluе très fortement vers la suture précédente, en formant au milieu une courbe.

Le squelette endophragmal de *Matuta planipes* (Fabricius) (pl. 14, fig. 6) montre : la faible interruption médiane de l'endosternite 4/5 ; l'endosternite 5/6 continu mais partagé par la plaque médiane ; l'endosternite 6/7 également continu, confluant vers l'endosternite précédent et divisé en deux par une plaque médiane très surélevée ; l'endosternite 7/8 plus bas médialement. Les endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 forment des replis symétriques moyennement développés, qui se raccordent à la lame de jonction. La selle turcique, extrêmement étroite transversalement et allongée, n'a pas plus d'épaisseur que la plaque médiane.

Les autres genres attribués à la famille des Calappidae, sous-famille des Matutinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1611-1612), à savoir *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et *Hepatella* Smith, ont été soustraits par nous des Calappidae (Guinot, 1966-1967 ; 1978*b* ; *cf.* aussi *infra*).

Chez les Calappinae que nous avons examinés, notamment les genres *Calappa* Weber (pl. 14, fig. 1, 2) et *Mursia* Desmarest, ce sont les deux premières sutures qui sont incomplètes.

Chez *Calappa granulata* (Linné) (pl. 14, fig. 3), les lames endosternales 4/5 et 5/6 s'appuient sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale ; les endosternites 6/7 et 7/8 sont continus mais séparés par la plaque médiane, qui se surélève d'avant en arrière. Les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis très développés, en forme de nappes foliacées, obliques, se rattachant à la puissante selle turcique ; les deux replis symétriques de l'endosternite 4/5, qui sont très vastes, se rejoignent presque médialement. Un phragme prononcé correspond au sillon longitudinal du sternite 4.

Les autres Oxystomata possèdent des sutures toutes incomplètes, ce qui montre déjà la variété des types de Crabes regroupés sous cette appellation. Nous avons maintenant affaire à des Brachyoures ayant franchi une nouvelle étape quant à l'évolution du sternum thoracique. Nous discuterons dans un autre chapitre de l'hétérogénéité des Crustacés attribués aux Oxystomata.

Parthenopidae (*pro parte*)

Comme les Oxystomata, les Parthenopidae se départagent en deux groupes. Chez certains Parthenopidae, les deux sutures antérieures sont ininterrompues, les deux suivantes complètes ; chez d'autres Parthenopidae, toutes les sutures sont interrompues. L'interruption des sutures 4/5 à 7/8 caractérise également tous les Majidae que nous avons examinés (*cf. infra*).

Au premier groupe de Parthenopidae appartiennent les genres *Daldorfia* Rathbun et *Thyrolambrus* Rathbun. Les sutures 4/5 et 5/6 sont incomplètes, leurs terminaisons internes étant confluentes ; les deux suivantes, 6/7 et 7/8, apparaissent continues. *Daldorfia bouvieri* (A. Milne Edwards) (pl. 17, fig. 1, 2) est une espèce chez laquelle on décèle difficilement le tracé des sutures du plastron car la surface est creusée d'anfractuosités. La même disposition se trouve chez *D. horrida* (Fabricius).

Source : MNHN, Paris

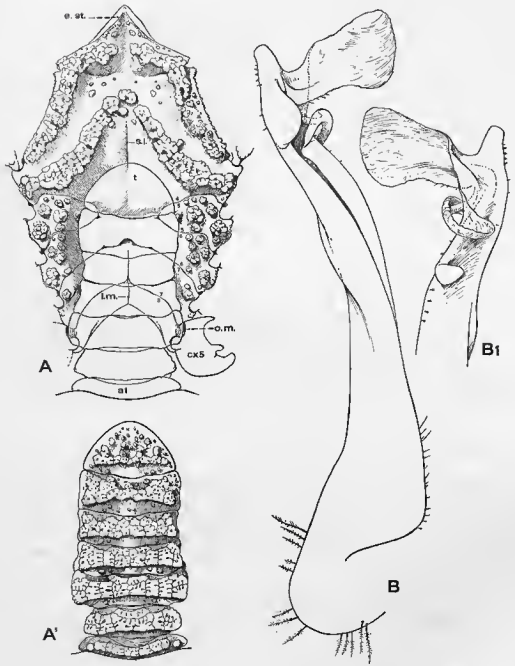


Fig. 27 A, A'. — Sternum thoracique (A) et abdomen (A') de *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 55 × 71 mm, Japon, Kii Minabe, Sakai det. et leg. (MP) (× 2). On a représenté un peu schématiquement l'ornementation spéciale du test. *Pour les abréviations, voir p.* 297-298.

Fig. 27 B, B1. — Premier pléopode sexuel mâle chez *Lophoxanthus lamellipes* (Stimpson), ♂ 6 × 8,5 mm, Mexico, Espiritu Island, « Velero » Exp., st. 512-36, Garth det. B, pl1 (× 64) ; B1, *id.*, extrémité (× 64).

Source : MNHN, Paris

Chez *Thyrolambrus erosus* (Miers) et *Th. cariei* (Bouvier) (pl. 17, fig. 3), les sutures ont aussi le même tracé. Les extrémités internes de la suture 5/6, qui convergent beaucoup, en remontant, vers celles de la suture 4/5, se terminent par une dépression accusée ; par ailleurs, une zone membraneuse surmonte la suture 6/7 dans la région médiane ; enfin, un sillon médian longitudinal situé au niveau du sternite 4, sous le telson, correspond à un phragme saillant à l'intérieur de la cavité thoracique.

Dans le genre *Dairoides* Stebbing, qui semble être un Parthenopidae d'un type particulier (*cf.* Guinot, 1967*b*), la disposition est la suivante (*cf.* fig. 27A, A' ; pl. 17, fig. 9). Les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement sur un large espace ; de chaque côté, les extrémités de l'une et de l'autre se rejoignent, de sorte que le sternite 5, avec son crochet d'appareil d'accrochage de l'abdomen, est isolé du côté interne. Une sorte de ride traverse de part en part la cavité sterno-abdominale et aboutit au point de confluence des extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6. La suture 6/7, oblique, est continue, avec seulement un creux médian. La suture 7/8, également continue, est à peu près parallèle à la précédente, c'est-à-dire qu'elle ne remonte pas davantage vers l'avant. La ligne médiane se situe sur le sternite 8 et sur une grande partie du sternite 7. Un sillon longitudinal très net parcourt une partie du sternite 4 en avant du telson : à l'intérieur de la cavité thoracique, il est représenté par un phragme saillant ; ce dernier se continue par une crête rejoignant un bourrelet transversal qui correspond à la « ride » exosquelettique mentionnée plus haut. On distingue très bien, dans le système endophragmal de *Dairoides* (pl. 17, fig. 11), les endosternites 4/5 et 5/6 disposés très latéralement et nettement confluents. L'endosternite 6/7 est continu.

Nous avons mis en rapport le genre *Daira* de Haan avec le genre *Dairoides*. Or, le plastron de *Daira* (fig. 21C) nous montre des sutures 4/5 à 7/8 continues. Néanmoins, dans le système endophragmal de *Daira* (pl. 17, fig. 6), alors que les sutures 4/5 et 5/6 apparaissent parallèles et non convergentes, les endosternites qui leur correspondent convergent très fortement dans la zone médiane ; l'endosternite 6/7 remonte beaucoup vers l'avant et confluе dans la même zone centrale que les endosternites précédents. Chez *Daira*, comme chez *Dairoides*, au sillon longitudinal situé sur le sternite 4, en avant du telson, correspond une invagination, à savoir un phragme saillant dans la cavité thoracique.

Le plastron de *Daira* offre des traits plus plésiomorphes que celui de *Dairoides*. Le système endophragmal n'infirme pas une parenté phylétique entre les deux genres.

Parthenoxystomata

Chez les Parthenoxystomata (*cf.* Guinot, 1966-1967 ; 1978*b*), c'est-à-dire chez les genres *Aethra* Leach, *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et, sans doute aussi, chez *Hepatella* Smith (que nous n'avons pas examiné), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues ; la suture 6/7 semble pratiquement complète, confluе très fortement vers l'avant et aboutit médialement dans une zone membraneuse, la ligne longitudinale étant juste en retrait ; la suture 7/8, très postérieure, est continue.

Chez le genre *Actaeomorpha* Miers, *char. emend.*, dans la zone médiane, la suture 6/7 semble moins converger vers la suture 5/6.

En définitive, chez les Parthenoxystomata, la disposition paraît analogue à celle des Parthenopidae du second type, représentés par *Daldorfia* et *Thyrolambrus*, genres avec lesquels ils montrent, au reste, le plus d'affinités.

Bellioidea (*pro parte*)

Parmi les Bellioidea (*cf.* Guinot, 1976, p. 47, fig. 10A-D), deux genres, *Corystoides* Lucas et *Acanthocyclus* Lucas, ont les sutures 4/5 et 5/6 incomplètes, les sutures 6/7 et 7/8 incomplètes ; chez les deux autres genres de ce groupe, *Bellia* H. Milne Edwards et *Heterozius* A. Milne Edwards, les quatre sutures sont interrompues médialement.

Source : MNHN, Paris

GERYONIDAE

Chez les Geryonidae, et plus précisément chez *Geryon* Krøyer dont nous figurons le plastron sternal (pl. 19, fig. 1, 2), les trois premières sutures sont interrompues : de chaque côté, la terminaison interne de la suture 5/6 remonte et converge si complètement vers la terminaison de la suture 4/5 que, du côté interne, le sternite 5 se trouve isolé, avec le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen. La suture 6/7 offre un tracé oblique et s'interrompt en laissant un faible espace entre les deux extrémités. La suture 7/8 est complète mais apparaît divisée en deux par la ligne médiane qui s'avance sur une partie du sternite 7. L'examen du squelette endophragmal (pl. 19, fig. 3) nous montre bien, de chaque côté, l'endosternite 4/5 réuni latéralement à l'endosternite 5/6 ; leur point de confluence se situe de part et d'autre du fond, assez élargi, de la cavité sterno-abdominale. L'endosternite 6/7 consiste en deux lames rapprochées de l'axe médian. L'endosternite 7/8 se compose de deux lames, peu développées médialement et se rejoignant sur la plaque médiane élevée. Les replis des endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 sont réduits. La selle turcique est basse, élargie, très peu allongée.

Chez *Paragalene* Kossmann, la conformation est sensiblement la même ; à noter, en plus, un sillon longitudinal médian sur le sternite 4, en avant du telson.

Dans le tableau 2, nous avons récapitulé les divers cas rencontrés chez les groupes de Crabes sternitrèmes caractérisés par des sutures transversales antérieures incomplètes.

Tableau 2. Récapitulation des genres ou groupes caractérisés par des sutures transversales antérieures incomplètes

a) Suture 4/5 incomplète, les suivantes continues				
Brachygnatha Oxystomata (*pro parte*)	Brachyrhyncha	Xanthidae		*Actumnus* (*pro parte*)
		Calappidae	Matutinae	*Matuta*
b) Sutures 4/5 et 5/6 incomplètes, les suivantes continues				
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Corystidae		*Nautilocorystes* *Pseudocorystes*
—	—	Atelecyclidae	Atelecyclinae	*Peltorion, Erimacrus, Telmessus, Trachycarcinus*
—	—	—	Acanthocyclinae [1]	*Corystoides, Acanthocyclus*
—	—	Cancridae		*Perimela*
—	—	Xanthidae		Tous sauf *Actumnus* (*pro parte*), et les quelques genres mentionnés dans le tableau 1
Brachygnatha	Oxyrhyncha	Parthenopidae (*pro parte*)		*Daldorfia* *Thyrolambrus* *Dairoides*, etc.
Parthenoxystomata Oxystomata (*pro parte*)		Calappidae	Calappinae	Tous
c) Sutures 4/5, 5/6 et 6/7 interrompues, la dernière 7/8 continue (ou presque continue)				
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Geryonidae		*Geryon* *Paragalene*

1. Ce que nous appelons Bellioidea, famille des Belliidae ; *cf.* GUINOT, 1976.

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

3. *LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES*

Donc, à un stade évolutif avancé, dans le thorax, la fusion touche tous les somites : ce sont toutes les sutures qui vont être incomplètes ; en plus, dans la mesure où cette fusion intéresse une plus grande largeur du plastron, les sutures ne seront apparentes latéralement que sur une faible étendue.

Un grand nombre de Crabes possèdent une telle conformation du sternum thoracique. Ce sont notamment une partie des Oxystomata : Dorippidae, Leucosiidae, ainsi que le genre *Orithyia* Fabricius.

Tous les Brachyrhyncha (*sensu* Balss) autres que ceux mentionnés précédemment offrent un plastron sternal à sutures 4/5 à 7/8 incomplètes : ce sont grosso modo les Ocypodidae, les Grapsidae, les Gecarcinidae, les Pinnoteridae, les Mictyridae, les Palicidae, les Retroplumidae, les Hymenosomatidae. Les quatre dernières familles seront traitées sous une rubrique spéciale (n° 4).

Les Oxyrhyncha (*sensu* Balss, 1957, mais dont nous avons exclu les Hymenosomatidae et les Eumedoninae), à savoir les Majidae et les Parthenopidae, ne montrent pas une disposition uniforme : chez les Majidae, toutes les sutures intermétamériques sont incomplètes ; chez les Parthenopidae, certains genres possèdent des sutures 4/5 à 7/8 interrompues tandis que d'autres ont les sutures 6/7 et 7/8 continues.

Bellioidea (*pro parte*)

Parmi les Bellioidea, seuls deux genres : *Bellia* H. Milne Edwards et *Heterozius* A. Milne Edwards ont les quatre sutures sternales thoraciques incomplètes (*cf.* Guinot, 1976, p. 47, fig. 10A-D).

Portunidae

Chez les Portunidae, les formes nageuses développent des adaptations morphologiques. A l'intérieur de la famille, on observe des différences notables quant aux manifestations de cette spécialisation et à l'efficacité des dispositifs mis en place pour la natation. Cochran (1935) a montré que, dans le genre *Callinectes* Stimpson, nageur par excellence mais qui vit enfoui dans le sable, les modifications des pattes entraînent des changements dans la musculature. Les surfaces d'insertion doivent être plus vastes et certains muscles présentent une disposition particulière, notamment sur p5. En conséquence, le système endophragmal subit des transformations et devient plus complexe, notamment au niveau de la dernière paire de pattes, souvent devenue en partie palette natatoire. Le plastron sternal dont le tracé des sutures révèle la conformation, tout au moins basale des lames endosternales, exprime partiellement ces adaptations.

Chez certains Portunidae, les sutures postérieures offrent une particularité : elles s'interrompent assez loin, sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, mais se prolongent à la surface de cette dernière par des sillons assez nets. Le système endophragmal reflète bien cette transformation des lignes de suture en de simples sillons : les premières sont représentées intérieurement par des lames endosternales, tandis qu'aux sillons correspondent intérieurement de simples crêtes. Les genres *Callinectes* Stimpson, *Scylla* de Haan, *Ovalipes* Rathbun, *Podophthalmus* Lamarck sont typiques de cette disposition. Le genre *Carcinus* Leach, en revanche, ne montre pas de lignes de suture prolongées par des sillons dans la cavité sterno-abdominale ; il sera utile d'examiner par la suite les autres Carcininae.

Dans le genre *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 1, 2), les sutures 4/5, 5/6 et 6/7 laissent entre leurs extrémités internes respectives un espace très net. Cependant, les terminaisons internes de la suture 6/7 apparaissent un peu moins écartées que celles des deux sutures précédentes et remontent légèrement vers l'avant.

La suture 7/8 semble continue. L'examen du système endophragmal (pl. 13, fig. 3) montre que les lames endosternales symétriques 4/5 et 5/6 prennent appui sur l'épaississement médian correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale et auquel fait suite, au niveau des somites 7 et 8, une plaque médiane élevée. Cette

Source : MNHN, Paris

dernière est marquée sur l'exosquelette thoracique par un sillon prononcé. Les lames endosternales invaginées à l'emplacement de la suture 6/7 sont un peu plus rapprochées médialement que les deux premières et confluent faiblement vers l'avant. Les lames endosternales 7/8 se rejoignent au bas de la plaque médiane et convergent aussi vers l'avant. Les lames endosternales 4/5 et, à un moindre degré, 5/6 forment des replis moyennement développés. La selle turcique est large.

Dans le genre *Ovalipes* Rathbun, à cavité sterno-abdominale peu excavée, un faible espace sépare les terminaisons respectives des sutures 4/5 et 5/6 ; la suture 6/7, également interrompue, confluе vers la précédente et fait place médialement à un sillon plus faible rejoignant presque l'axe antéro-postérieur longitudinal ; la suture 7/8 est interrompue sur le bord de la cavité sterno-abdominale mais elle se prolonge par un sillon très léger, qui remonte vers la ligne longitudinale.

Dans le genre *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement et confluent assez sensiblement. Les parties droite et gauche de la suture 6/7, presque parallèles aux parties homologues de la suture précédente sur la partie plane du plastron, s'interrompent au milieu de la cavité sterno-abdominale et se prolongent par deux sillons convergeant fortement vers la suture 5/6. La suture 7/8 suit presque le même trajet que la suture 6/7 : elle apparaît comme continue mais, là où elle remonte très en avant dans la partie sous-abdominale, elle est représentée par un léger sillon. L'examen des endosternites (pl. 13, fig. 6) qui correspondent à ces sutures montre la disposition suivante. Les lames droite et gauche des deux premiers endosternites ne sont pas jointives et s'appuient sur l'épaississement médian formé par le fond de la cavité sterno-abdominale ; l'endosternite 6/7 est représenté par deux lames nettement plus écartées l'une de l'autre et qui, après leur interruption, se prolongent symétriquement par une sorte de crête. Les deux lames de l'endosternite 7/8 sont encore plus éloignées l'une de l'autre et ne se distinguent que sur la partie plane du plancher sternal : aux sillons qui parcourent la surface sternale à l'intérieur de la cavité sterno-abdominale correspondent de simples crêtes endophragmales, se rejoignant contre la plaque médiane. Les lames endosternales 4/5, 5/6 et 6/7 se prolongent par des replis, de taille décroissante d'avant en arrière. Les lames symétriques de l'endosternite 7/8 se continuent par une apophyse pointue, qui vient se placer tout près du repli 6/7 et le dépasse en longueur. La selle turcique est très étroite.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 8), à cavité sterno-abdominale très étroite (sauf dans sa partie basale) et allongée, les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent dans le fond de cette dernière sous forme de dépressions. Les parties droite et gauche de la suture 6/7 s'interrompent sur le bord de la cavité, également par une fossette, mais se prolongent par un léger sillon qui confluе fortement vers les points de terminaison des sutures précédentes. La suture 7/8 s'interrompt sur la partie plane du plastron, juste sur le bord de la cavité : ses deux extrémités internes sont donc éloignées et ne se prolongent par aucun sillon. Les figures de la cavité sterno-abdominale chez plusieurs espèces de *Callinectes* par Williams (1974*a*, fig. 18, 19) illustrent bien cette disposition. Le système endophragmal (pl. 13, fig. 9) traduit parfaitement la conformation des sutures sternales intermétamériques. Il y a en avant deux hautes lames endosternales, 4/5 puis 5/6, qui s'appuient sur le fond de la cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales paires 6/7 sont plus basses ; après leur interruption, chacune se prolonge par une crête qui remonte beaucoup vers l'avant et qui, sur l'exosquelette sternal, se traduit par le sillon que nous avons mentionné. Aux parties droite et gauche de la suture 7/8, qui demeurent très latérales, correspondent deux lames peu développées que ne prolonge médialement aucune crête et qui ont donc leurs terminaisons internes fort écartées. Chez *Callinectes sapidus* Rathbun, les replis endosternaux sont réduits et la selle turcique est longue et assez développée en largeur. La plaque médiane, marquée par un fort sillon sur le plastron sternal, est extrêmement haute et très allongée.

Dans le genre *Podophthalmus* Lamarck (pl. 13, fig. 7) à cavité sterno-abdominale triangulaire, élargie proximalement, la disposition des sutures est analogue à celle du genre *Callinectes* ; la ligne médiane est plus courte chez *Podophthalmus*.

Dorippidae

Les Dorippidae (*sensu* Balss, 1957) nous montrent l'exemple d'un plastron très élargi en arrière des p1, où toutes les sutures sont incomplètes. L'existence de certaines particularités suggère que ces

Source : MNHN, Paris

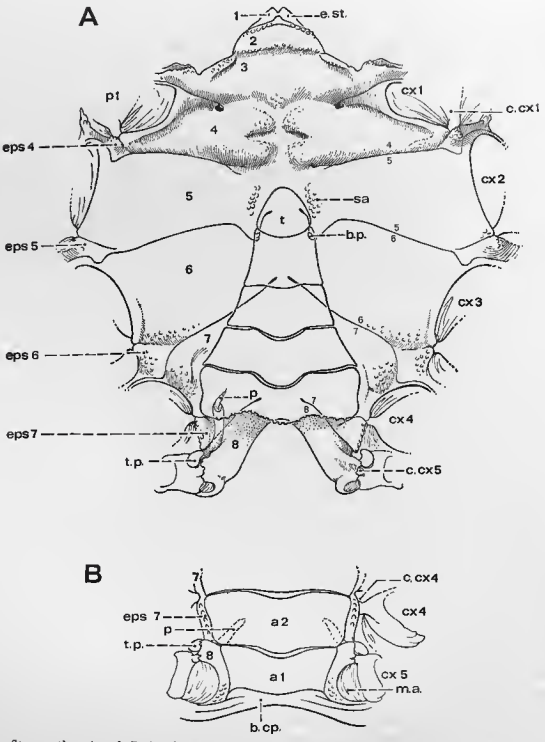


FIG. 28. — Sternum thoracique de *Dorippe lanata* (Linné), ♂ 20 × 25 mm, côtes du Togo, 50 m, vase très sableuse, A. CROSNIER coll. et det. (MP). A, plastron sternal en entier (× 4,5) ; B, sternites thoraciques postérieurs et premiers segments abdominaux en vue dorsale (× 4,5).

On notera l'élargissement du plastron sternal, les sutures toutes interrompues, la forte sinuosité de la suture 5/6 qui contient le crochet sternal du dispositif d'accrochage, la position dorsale des sternites postérieurs (B), le sternite 8 non entièrement recouvert par l'abdomen, le tubercule pénien.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

Crabes représentent une solution conservative et, depuis longtemps, se maintiennent en stasigenèse. Nous verrons que la région antérieure du sternum thoracique des Dorippidae indique un état archaïque : quant à la partie postérieure du plastron, elle est spécialement conformée en raison de la position de l'abdomen, dont la partie proximale n'est pas rabattue sous le thorax, et de l'insertion dorsale des p4 et des p5, pattes réduites et subchéliformes. Cela fait que la portion latéro-postérieure du sternite 7 et la portion découverte du sternite 8 sont visibles dorsalement.

Dans le genre *Ethusa* Roux, une partie encore plus grande du sternite 7 et surtout du sternite 8 apparaît dans une vue dorsale de l'animal.

Dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 28A, B), la suture 4/5 passe en avant de l'extrémité du telson et s'interrompt en laissant un assez large espace entre ses deux terminaisons internes ; la suture 5/6 s'infléchit brusquement et forme une forte concavité à son passage dans la cavité sterno-abdominale. On observe aussi que la coxa des péréiopodes 1 à 4 est entourée par un prolongement sternal calcifié (alors que, généralement, une zone membraneuse sépare les coxae) : à savoir, en avant de la coxa de p1, un prolongement du sternite 3, limité en arrière et latéralement par une suture accusée, qui va se souder au ptérygostome (lequel porte le vaste orifice inspirateur, fente ovalaire munie d'un filtre de soies) ; en arrière de p1, un prolongement de l'épisternite 4 ; en avant de la coxa de p2, un prolongement latéro-antérieur du sternite 5, lequel prolongement se fusionne avec le précédent ; en arrière de p2, un prolongement de l'épisternite 5 ; en avant de la coxa de p3, un prolongement latéro-antérieur du sternite 6, soudé avec le prolongement de l'épisternite 5 ; en arrière de p3, un prolongement de l'épisternite 6 ; en avant de la coxa de p4, un étroit prolongement latéro-antérieur du sternite 7 ; en arrière de p4, pas de zone calcifiée entourant la coxa de p5. Le sternite 8 est visible en vue dorsale de l'animal, l'abdomen ne le recouvrant pas en entier (fig. 28B).

Nous donnons une photographie (pl. 19, fig. 10) des endosternites de *Dorippe* correspondant aux sutures 4/5 à 6/7 : la fusion des somites consécutifs se reconnaît à l'interruption des lames endophragmales dans la zone médiane, interruption plus poussée au niveau des endosternites 4/5 et 5/6 qu'au niveau de l'endosternite 6/7.

Orithyinae

Le genre *Orithyia* Fabricius, qui, avec *O. sinica* (Linné) = *O. mamillaris* Fabricius, constitue à lui seul la sous-famille des Orithyinae Ihle (*cf.* Balss, 1957, p. 1611), présente de nombreuses particularités. Le plastron (pl. 14, fig. 7) ne manque pas d'être également singulier. Sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, assez peu excavée, on distingue l'empreinte de muscles développés. Toutes les sutures sont incomplètes. Les sutures 4/5 et 5/6 se terminent médialement par une zone déprimée, semble-t-il membraneuse. Lorsqu'on examine les lames endophragmales qui leur correspondent, on voit que les deux feuillets invaginés, accolés « normalement » sur la plus grande partie de leur étendue, se séparent à leur extrémité et se prolongent à l'intérieur de la cavité thoracique par une sorte de poche, au tégument épaissi, corné. Le squelette endophragmal (pl. 14, fig. 8) se présente comme suit à ce niveau : endosternite 4/5 composé de deux lames discontinues, s'appuyant sur l'épaississement médian formé par le fond de la cavité sterno-abdominale ; endosternite 5/6 composé de deux lames se prolongeant chacune par une poche fermée, un peu infléchie ; endosternite 6/7 composé de deux lames se terminant chacune par une poche tubulaire, très allongée, en doigt de gant, presque aussi proéminente que la lame médiane qui s'élève juste en arrière. La disposition semble être similaire chez la femelle.

Leucosiidae

Les Leucosiidae que nous avons examinés, aussi bien les genres *Iphiculus* Adams et White et *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 8), primitifs à certains égards, que les genres *Leucosia* Weber (pl. 15, fig. 1, 2), *Ilia* Leach (pl. 15, fig. 7), *Philyra* Leach, *Randallia* Stimpson, *Ebalia* Leach, *Lithadia* Bell (pl. 15, fig. 5, 6), offrent la même disposition quant aux quatre sutures sternales : elles s'interrompent au bas des flancs de la cavité abdominale en laissant entre leurs terminaisons internes un espace plus

Source : MNHN, Paris

ou moins large selon les genres. L'examen du squelette endophragmal d'une *Leucosia* (pl. 15, fig. 4), lequel se présente avec une extrême complexité et diffère fortement de celui des autres Brachyoures, nous montre en effet que les endosternites (4/5 à 7/8) sont tous interrompus et laissent entre eux une large zone, dans un plan horizontal, correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale.

Majidae

Chez les Oxyrhyncha *sensu* Balss, 1957 (dont nous avons exclu les Hymenosomatidae, *cf. infra*, et les Eumedoninae non étudiés ici), nous avons envisagé séparément les Majidae et les Parthenopidae.

Chez les Majidae, il semble que toutes les sutures soient incomplètes, même chez les genres les plus primitifs (à vérifier toutefois).

Dans le genre *Maja* Lamarck (pl. 16, fig. 1, 2), les sutures 4/5 et 5/6 laissent entre leurs terminaisons internes un large espace ; les deux terminaisons symétriques de la suture 6/7 sont séparées par une zone faiblement calcifiée, vers laquelle convergent les terminaisons suturales 7/8, plus rapprochées de la zone médiane. L'examen des endosternites (pl. 16, fig. 3) invaginés à l'emplacement de ces sutures montre un écartement très marqué entre les lames droite et gauche des endosternites 4/5 et 5/6, plus faible entre les deux lames symétriques de l'endosternite 6/7. Les deux lames droite et gauche de l'endosternite 7/8 s'appliquent sur la plaque médiane qui s'élève au milieu du 8e somite thoracique.

Nous renvoyons à Drach (1939, p. 368-373, pl. 6, fig. 25-26) qui a décrit en détail et figuré le squelette endophragmal de *Maja squinado* (Herbst). Considérant la structure apodémienne intersegmentaire de *Maja* comme typiquement brachyourienne, Gorton (1963, p. 55, fig. 14) la confronte à celle rencontrée chez les Crabes à orifices femelles coxaux (Dromiacea, Tymolinae, Raninidae). Drach (1971), qui montre les divers niveaux d'évolution du squelette intersegmentaire dans les groupes de Décapodes, précise que le plan de structure est uniforme chez les Brachyoures vrais, donc comparable à celui de *Maja* ; en revanche, les Dromiacea, d'une part, et les Homolidés, d'autre part, possèdent une disposition endophragmale complètement différente, qui les éloigne des Crabes typiques et les isole (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Les genres *Pisa* Leach (pl. 16, fig. 4), *Hyas* Leach, *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 8, 9), *Mithrax* Latreille, *Schizophrys* White, *Achaeus* Leach, *Acanthonyx* Latreille offrent une disposition analogue. Un Majidae à sternum thoracique extrêmement élargi, comme le genre *Leurocyclus* Rathbun (pl. 16, fig. 5, 6), montre des sutures toutes très écartées, confluant vers le fond de la cavité abdominale : les lames endophragmales ne sont donc présentes que latéralement et la fusion des somites est complète.

Nous avons vu que, chez certains Majidae, les parties droite et gauche du sternite 5 pouvaient être isolées de part et d'autre du plastron, par suite de la confluence et de la jonction des terminaisons suturales 4/5 et 5/6 : c'est par exemple le cas dans le genre *Oregonia* Dana et chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7).

Parthenopidae (*pro parte*)

Chez les Parthenopidae, nous avons vu qu'il existe au moins deux types de disposition. Certains genres (*cf. supra*) ont les deux sutures postérieures ininterrompues. En revanche, chez de nombreuses espèces rapportées au genre *Lambrus* Leach *s.l.* (*cf.* pl. 17, fig. 4), toutes les sutures, 4/5 à 7/8, sont interrompues, comme dans le genre *Maja*. Les terminaisons internes des sutures postérieures 6/7 et 7/8 sont séparées par un espace plus faible que celui existant entre les terminaisons des sutures 4/5 et 5/6, lesquelles sont assez écartées. Mais, à la différence des Majidae, la suture 7/8 ne confluе pas médialement, sous forme d'une étroite avancée, vers la suture 6/7 ; tout au plus, les terminaisons internes de la suture 7/8 remontent sensiblement vers l'avant. Nous avons observé cette disposition

Source : MNHN, Paris

chez *Lambrus longimanus* (Linné), *Lambrus echinatus* (Herbst), *Lambrus angulifrons* (Latreille), *L. calappoides* (Adams et White). Un arrangement similaire des sutures sternales caractérise les genres *Cryptopodia* H. Milne Edwards et *Heterocrypta* Stimpson.

Ocypodidae

Les Ocypodidae (*sensu* Balss, 1957) possèdent tous une cavité sterno-abdominale très profonde et allongée, l'extrémité de l'abdomen s'approchant beaucoup de la base des mxp3. Les quatre sutures sternales sont incomplètes dans les trois sous-familles généralement reconnues, ainsi que chez celle des Camptandriinae reconnue depuis Stimpson, 1858 (*cf.* Serène, 1974).

Chez les Ocypodinae, notamment dans le genre *Ocypode* Weber (pl. 18, fig. 7), la suture 4/5 s'interrompt par une dépression à faible distance de l'axe longitudinal médian ; les sutures 5/6 à 7/8 s'interrompent plus loin (surtout la dernière), sur les flancs de la cavité abdominale. Le système endophragmal d'*Ocypode cursor* (Linné) (pl. 18, fig. 8) montre, à l'intérieur de la cavité thoracique, une saillie très prononcée correspondant à la vaste et profonde cavité sterno-abdominale. L'endosternite 4/5 est discontinu mais ses extrémités internes sont peu éloignées l'une de l'autre ; les endosternites postérieurs laissent entre leurs terminaisons internes un plus large espace. Une plaque médiane très saillante s'élève au niveau des somites représentés par les sternites 4 à 7, lesquels sont parcourus longitudinalement, sur la surface sternale, par une ligne médiane accusée. On notera l'apophyse endophragmale 3/4 qui rejoint le repli voûté formé par l'endosternite 4/5.

Le sternum thoracique n'a pas été étudié dans le vaste genre *Uca* Leach *s.l.*, qui a été divisé en de nombreux sous-genres, surtout d'après les caractères du front et des pléopodes sexuels. A notre avis, l'examen systématique du plastron chez les *Uca* (forme générale, caractéristiques de l'écusson sternal, tracé des sutures transversales, ligne médiane, disposition de l'abdomen et notamment du telson) apporterait des indications précieuses. Les figures que nous donnons ici de trois espèces d'*Uca*, à propos de l'appareil d'accrochage du pléon (absent ou d'un type spécial : voir le chapitre consacré à ce sujet, nº 11, nº 12), montrent des différences quant à la crête arquée qui termine en avant la cavité sterno-abdominale : ce caractère n'est probablement pas négligeable (pl. 18, fig. 1 : *U. tangeri* ; pl. 18, fig. 3 : *U. thayeri thayeri* ; pl. 18, fig. 2 : *U. maracoani maracoani*).

Chez les Macrophthalminae, tout au moins dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest (pl. 18, fig. 4-6), il y a un large espace entre les terminaisons internes de la suture 4/5, un plus étroit entre celles de la suture 5/6 et celles de la suture 6/7, plus large, à nouveau, entre les extrémités internes de la suture 7/8. La ligne médiane ne s'avance pas au-delà du sternite 7.

Chez les Scopimerinae, plus précisément chez *Scopimera* de Haan et *Dotilla* Stimpson, toutes les sutures s'interrompent sur le bord de la cavité sterno-abdominale.

A noter que, chez certaines espèce de *Dotilla*, des membranes tympaniques sont localisées sur les sternites thoraciques, de part et d'autre de l'abdomen : *D. wichmanni* de Man (pl. 19, fig. 4).

Grapsidae

Examinons maintenant la disposition des sutures sternales, toutes incomplètes, chez les quatre sous-familles de Grapsidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1665).

Chez les Grapsinae, notamment chez *Grapsus* Lamarck (pl. 20, fig. 1, 2) et chez *Pachygrapsus* Randall, les sutures 4/5 et 5/6 laissent entre leurs terminaisons respectives un écart notable ; les terminaisons internes de la suture 6/7 ont entre elles un espace plus restreint et remontent vers l'avant ; les parties droite et gauche de la suture 7/8 sont courtes et s'interrompent sur les flancs de la cavité sterno-abdominale. La ligne médiane est présente au niveau des sternites 7 et 8. L'examen du système endophragmal chez *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) (pl. 20, fig. 3) montre une disposition des lames endosternales conforme au tracé des sutures sur le plastron, à savoir : les parties droite et gauche des lames 4/5 et 5/6 s'appuyant de part et d'autre de l'épaississement formé par le fond de la cavité sterno-

Source : MNHN, Paris

abdominale ; les parties droite et gauche de l'endosternite 6/7 plus rapprochées avec, juste en arrière, une haute plaque médiane. Les épimères présentent une surface très vaste ; les endopleurites sont bien développés. La selle turcique est étroite mais se raccorde largement à la lame de jonction.

Chez les Sesarminae, tout au moins dans le genre *Sesarma* Say, les sutures 4/5, 5/6, 6/7 s'interrompent de part et d'autre du fond de la cavité sterno-abdominale et laissent entre leurs terminaisons internes un espace sensiblement équivalent ; un sillon léger semble toutefois réunir les terminaisons des sutures 5/6 et 6/7. Entre les extrémités internes de la suture 7/8, l'espace est un peu plus grand. La ligne médiane forme un sillon continu sur les sternites 8 et 7, puis s'interrompt au niveau de la suture 6/7, pour réapparaître plus haut sur le sternite 6 et sur une partie du sternite 5. Le squelette endophragmal, que nous avons examiné chez *Sesarma huzardi* (Desmarest) (pl. 20, fig. 7), montre les lames endosternales s'appuyant de part et d'autre du fond de la cavité sternale. Une particularité réside dans la plaque médiane qui est discontinue, en deux parties : une lame haute au niveau des somites thoraciques 8 et 7 (plaque médiane postérieure) et une deuxième lame, complètement indépendante et plus basse, au niveau du somite 6 et de la partie postérieure du somite 5 (plaque médiane antérieure). La selle turcique est assez large, avec des ailes étendues transversalement.

Chez les Sesarminae, comme chez les Crabes des groupes voisins, un caractère du plastron pourrait être utilisé : c'est la crête arquée qui termine la cavité abdominale. Gordon (1937, fig. 2b, d) a bien montré que cette crête pouvait atteindre ou non la suture 4/5.

Chez les Plagusiinae (*cf.* pl. 23, 6g. 2), la disposition est sensiblement la même que chez les Sesarminae, mais les terminaisons internes des trois premières sutures sont un peu plus rapprochées et confluentes. Dans cette sous-famille, la ligne médiane se situe au niveau des sternites 8 et 7, comme chez les Grapsinae.

Chez les Varuninae, les sutures 4/5 à 7/8 s'interrompent toutes sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, la suture 7/8 un peu plus en retrait que les précédentes. Les extrémités internes de la suture 5/6 se prolongent par un sillon incurvé vers le haut ; celles de la suture 6/7 se continuent par un sillon léger qui rejoint obliquement l'axe médian. La ligne médiane, présente sur les sternites 8, 7 et 6, est interrompue au niveau de la suture 6/7. Nous avons observé cette disposition dans les genres *Varuna* H. Milne Edwards (pl. 20, fig. 4, 5) et *Eriocheir* de Haan.

Le squelette endophragmal de *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 6) montre la forte saillie correspondant à la cavité sterno-abdominale, très développée et dont le fond forme une plate-forme dans la région antérieure. L'endosternite 4/5 est discontinu, ses deux lames s'appuyant de part et d'autre de la plate-forme en question ; chacune des deux lames de l'endosternite 5/6 s'incurve vers le haut, en confluant par une crête cornée vers la lame endosternale précédente du même côté ; l'endosternite 6/7 est composé de deux lames s'arrêtant assez loin de la plaque médiane mais qui se prolongent par une crête jusque sur les flancs de cette dernière. Les lames endosternales symétriques 7/8 s'interrompent assez loin de la plaque médiane. La plaque médiane est formée, comme chez les Sesarminae, d'une lame postérieure élevée et d'une lame antérieure un peu plus basse ; mais, chez *Varuna*, les deux parties en question sont jointives au niveau de la suture 6/7, alors que, chez *Sesarma*, à cet emplacement une discontinuité complète se traduit par deux lames distinctes, se suivant dans le plan médian longitudinal (*cf. supra*).

Gecarcinidae

Les Gecarcinidae possèdent un plastron sternal relativement élargi en arrière des chélipèdes. Toutes les sutures sont incomplètes. Pénétrant dans la cavité abdominale, les extrémités suturales ne sont pas confluentes et laissent au milieu une zone indivise modérément large.

Voici la disposition chez *Gecarcinus planatus* Stimpson (pl. 19, fig. 11). La suture 4/5 se termine de chaque côté par une profonde dépression ; la suture 5/6 s'interrompt à peu près à la même distance

Source : MNHN, Paris

mais se continue, au milieu, par un sillon très léger ; la suture 6/7 s'interrompt comme la précédente mais se continue par un sillon assez net, qui remonte dans le fond de la cavité abdominale ; la suture 7/8 est plutôt courte. L'examen du squelette endophragmal (pl. 19, fig. 12) nous montre que les lames endosternales invaginées à partir de ces sutures sont très épaisses et disposées comme suit : endosternite 4/5 incomplet, ses deux lames s'appuyant sur la saillie formée par la cavité abdominale ; endosternite 5/6 constitué par deux lames interrompues, se continuant médialement par une petite crête cornée ; endosternite 6/7 également interrompu et se continuant par une crête cornée, convergeant vers celle qui lui est symétrique ; endosternite 7/8 plus court, placé très postérieurement. Une plaque médiane élevée s'étend sur toute la hauteur du somite 7.

Chez les Gecarcinidae, le sternite 8 n'est pas exposé, l'abdomen le recouvrant en entier. L'orifice mâle est sternal, sur le sternite 8, et se trouve plus ou moins loin de la coxa de p5 (*cf.* fig. 54A-D).

Le sternite 5 porte, ou non, une protubérance selon les genres de Gecarcinidae envisagés mais il ne semble pas que, lorsqu'un crochet est présent, le dispositif d'accrochage soit fonctionnel (*cf.* le chapitre sur cette question).

Pinnoteridae

Les Pinnoteridae ont un plastron moyennement (*Pinnoteres* Latreille, *Ostracoteres* H. Milne Edwards : fig. 24D) ou extrêmement (*Pinnixa* White : pl. 19, fig. 7, 8) élargi. Le bord antérieur est comme tronqué et offre souvent en son milieu une concavité sur laquelle reposent les palpes des mxp3 ; en réalité, le sternum thoracique se termine par une avancée plus ou moins pointue, peu apparente quand elle est en contrebas mais, par exemple, très visible chez *Tritodynamea* Balss et *Pinnixa* White (pl. 19, fig. 9). Toutes les sutures sont incomplètes : les extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6 pénètrent dans la cavité sterno-abdominale et confluent, parfois jusqu'à se rejoindre (*Pinnixa*) ; les sutures 6/7 et 7/8 s'arrêtent juste sur le bord de cette dernière ; parfois, la suture 7/8 se prolonge un peu sur les flancs de la cavité sternale. L'examen du squelette endophragmal montre très nettement, chez *Pinnixa*, la confluence des endosternites 4/5 et 5/6, de part et d'autre dans la cavité thoracique, et l'interruption plus latérale des endosternites 6/7 et surtout 7/8 (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Le sternite 8 est visible très largement (*Pinnixa*) ou plus modérément (*Ostracoteres* : fig. 24D), l'orifice mâle étant toujours sternal, à la limite de la suture 7/8 ou au-dessous de celle-ci.

Chez la femelle de *Pinnixa* (pl. 24, fig. 7, 8), à plastron très élargi, les vulves dépendent, à l'évidence, du sternite 6, bien qu'elles soient situées dans la zone indivise.

Nous avons observé chez *Pinnoteres pisum* une particularité, à savoir une suture 3/4 développée et qui rejoint le sommet de la cavité abdominale.

Dans le genre *Tritodynamea* Balss (pl. 23, fig. 7, 8), le plastron est relativement étroit en avant mais extrêmement élargi en arrière. Les extrémités internes des sutures 4/5 et celles de la suture 5/6 ne convergent pas l'une vers l'autre.

Les groupes caractérisés par quatre sutures sternales incomplètes sont représentés sur le tableau 3.

4. *CAS COMPLEXES, AVEC LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES*

Mictyridae

Les Mictyridae sont représentés par le seul genre *Mictyris* Latreille.

Ce sont des Crabes grégaires, extrêmement modifiés sur le plan morphologique (corps globuleux ; cavité buccale énorme ; maxillipèdes très développés, fortement convexes ; soies en cuillère pour la filtration du sable ;

Source : MNHN, Paris

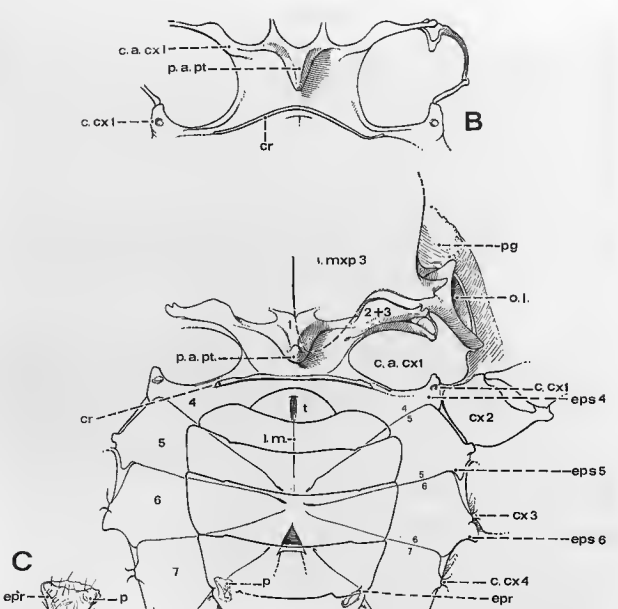


Fig. 29. — Sternum thoracique des Mictyridae. (Pilosité non représentée). *Mictyris longicarpus* Latreille, ♂ 26 × 22 mm, Australie, New South Wales, Port Jackson, Sydney-P4949 (MP). A, plastron sternal en entier (× 6,3), avec l'indication, en haut à gauche (partiellement en pointillé), du mxp3 qui repose sur la portion sternale antérieure ; B, partie tout à fait antérieure du sternum thoracique dans une vue frontale (× 6,3) ; C, détail du pénis et, au-dessous, de l'épaulement du sternite 8 qui maintient l'abdomen (× 21).
On notera en particulier la largeur de l'abdomen (mâle), l'absence de dispositif d'accrochage, la crête sur le sternite 4 qui marque une forte dénivellation entre l'avant et l'arrière du plastron, ainsi que la pointe sternale antérieure qui s'abaisse et se projette vers l'arrière.
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

orifice branchial afférent formé par une échancrure creusée dans la paroi ptérygostomienne et recouverte par une valvule formée par la base dilatée de l'épipodite de mxp3 ; orifice branchial accessoire impair le long du bord postérieur de la carapace, frangé de soies raides apposées contre des soies similaires qui garnissent le bord antérieur du premier segment de l'abdomen ; etc.). Leur éthologie est particulière à maints égards : creusement de terriers en spirale (« cork-screw fashion » décrite par McNeill, 1926), nombreuses phases de comportement précédant la prise de nourriture (tri du sable, ingestion comparée à une « rumination » et rejet des résidus sous forme de multiples boulettes déposées sur le sol), agrégation de très nombreux individus et activités sociales, notamment de longs déplacements sur la plage en grandes armées (d'où le nom de « Crabes soldats »), marche en avant et non latérale, postures d'intimidation et autres parades (Cameron, 1966). Les Mictyridae seraient un exemple du phénomène de rassemblement des individus, phase de comportement à laquelle Wynne-Edwards (1962, p. 16) donne le nom d'*epideictic display*.

Le plastron sternal (fig. 29A, B) est très élargi et présente une forte dénivellation antérieure, en avant des chélipèdes. Le sternum thoracique se trouve partagé en deux régions bien distinctes, délimitées par une crête transversale munie de longues soies : une partie postérieure peu modifiée, une partie antérieure très différente de celle rencontrée chez les autres Brachyoures. L'avant du plastron forme une avancée pointue qui se rabat complètement vers l'arrière, au-dessus du sternite 4 ; de part et d'autre, il y a une zone excavée dans laquelle se loge la partie proximale de l'ischion foliacé du mxp3.

Les sutures 4/5 à 7/8 sont interrompues mais convergent toutes dans la cavité sterno-abdominale, relativement peu profonde. Un sillon longitudinal accusé parcourt médialement le sternite 4. Le sternum se continue au-dessus de la coxa des p1 par un prolongement auquel fait suite le complexe morphologique formé par l'orifice inspirateur avec sa valvulve épipodiale.

Le squelette endophragmal (pl. 19, fig. 6) est compliqué et tout à fait particulier. En ce qui concerne les endosternites 4/5 à 7/8, on observe leur interruption médiane et leur disposition radiale, conformes à celles des sutures correspondantes. La dénivellation antérieure se traduit intérieurement par une proéminence marquée ; la pointe antérieure du plastron, rabattue sur le somite thoracique 4, est également bien visible. La plaque médiane est représentée par un phragme, peu saillant, placé antérieurement puisqu'il se situe au niveau du somite 4. Le raccord des endosternites avec les endopleurites se réalise de façon spéciale, une sorte de muraille latérale et postérieure étant constituée dans la cavité thoracique. Il n'y a pas de selle turcique ou, tout au moins, ce que l'on peut homologuer à la selle turcique des autres Brachyoures, offre une conformation très particulière.

Ce plastron sternal, que nous n'avons rencontré chez aucun autre Brachyoure, porte un orifice mâle sternal, s'ouvrant sur le sternite 8, à peu de distance de la suture 7/8, et qui se trouve surmonté d'une sorte d'éperon calcifié, s'appuyant sur le sternite 7. Le pénis est foliacé et sétifère (fig. 29C). L'abdomen mâle recouvre une large partie du sternum thoracique : extrêmement vaste, il s'étale à partir du deuxième segment, ce qui lui donne l'apparence d'un abdomen femelle. Du reste, on notera combien, quant à ce caractère, le dimorphisme sexuel est peu accusé.

Le genre *Dotilla* Stimpson, Ocypodidae Scopimerinae (*sensu* Balss, 1957, p. 1664), offre plusieurs similitudes morphologiques avec le genre *Mictyris* (notamment le bombement ventral au niveau des pattes-mâchoires), liées à des habitudes analogues (surtout alimentaires et fouisseuses). Ce Brachyoure possède un sternum thoracique moins modifié (*cf.* pl. 19, fig. 4). Toutefois, on retrouve dans ce genre la même particularité que chez *Mictyris* : la base des maxillipèdes empiète sur l'avant du sternum et repose, de part et d'autre de l'extrémité médiane (non rabattue vers l'arrière chez *Dotilla*), dans une étroite rainure. Certains auteurs comme Tesch (1918) ont, dans leur classification, rapproché les genres *Dotilla* et *Mictyris*. La ressemblance est encore plus frappante lorsqu'on a l'occasion d'examiner une *Dotilla* dont la silhouette évoque tout à fait un *Mictyris*, à savoir *D. mictyroides* (H. Milne Edwards), appelée aussi « Soldier crab » (Tweedie, 1952). Les *Dotilla* ont des mœurs grégaires, comme les *Mictyris*, vivent pareillement sur les plages sableuses, creusent des terriers, se rassemblent en grand nombre et se nourrissent des particules organiques contenues dans le sable qui est ensuite rejeté sous forme de boulettes. N'ayant pas étudié de près cette question, nous nous limitons ici à constater ces similitudes, qui nous paraissent dues à une évolution convergente.

ESS... DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Hymenosomatidae

Chez les Hymenosomatidae, Crabes aplatis et en forme de pièce de monnaie, aux caractères systématiques ambigus, le plastron sternal est très étroit en avant de p1, au contraire extrêmement élargi et de forme ovalaire en arrière. Le sternite 8 est visible et exposé en grande partie. Les sutures sont toutes incomplètes et réduites à leur portion latérale, une vaste région médiane demeurant indivise.

Nous figurons la disposition du sternum thoracique chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A) et chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (pl. 20, fig. 8), où l'on voit très distinctement les sutures interrompues très loin de la cavité abdominale : la suture 4/5 est incurvée et les sutures 6/7 et 7/8 remontent beaucoup vers l'avant. L'examen du système endophragmal dans les deux genres (*Halicarcinus* : pl. 20, fig. 11 ; *Elamena* : pl. 20, fig. 9, 10) confirme cette structure particulière : tous les endosternites sont confinés dans la partie latérale. La partie centrale est indivise, sans plaque médiane, avec seulement la forte saillie que forme à l'intérieur la profonde cavité sterno-abdominale.

Chez *Elamena pilosa*, l'ensemble formé par l'endosternite 4/5 raccordé avec l'endopleurite correspondant, qui s'étend en un repli foliacé, présente le même aspect que l'endophragme précédent (3/4), exceptionnellement développé et également foliacé.

Ce que Boschi *et al.* (1969, fig. 7, 8) ont appelé mégalope chez des *Halicarcinus planatus* d'Argentine mais qui serait plutôt un jeune stade Crabe (fig. 30B), offre un plastron parcouru par des sutures uniquement latérales et à peu près conformé comme chez l'adulte.

Le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen se trouve très éloigné de toute suture, ce qui n'est pas habituel : il est situé juste sur le bord de la cavité abdominale, là où il viendra se coapter avec la fossette creusée à la face inférieure de l'abdomen. Chez les Hymenosomatidae, topographiquement, le crochet paraît à première vue appartenir au sternite 6 (au lieu de l'habituel sternite 5) mais, étant donné la situation du crochet dans une zone largement indivise, il n'est pas évident qu'il dépende d'un sternite plus que d'un autre. En outre, le tracé oblique des sutures rend plus difficile la localisation du crochet, c'est-à-dire son appartenance à tel ou tel sternite. Une autre complication vient du fait que l'abdomen se compose de six segments (au lieu de sept), sans indication d'une fusion de deux segments à un endroit quelconque. Le premier segment, très développé chez *Halicarcinus planatus*, représente-t-il les segments 1 et 2 réunis ? Cela semble improbable, surtout si l'on regarde d'autres Hymenosomatidae où le premier segment est plus réduit. Fait curieux, la fossette correspondant au crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen se trouve à la face inférieure du dernier segment, donc, apparemment, du sixième. Est-ce à dire que le dernier segment abdominal comprend les segments 6 et 7 fusionnés, puisque la fossette, qui vient coiffer le crochet, appartient typiquement, chez tous les Brachyoures, à l'avant-dernier segment abdominal ?

Chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (pl. 20, fig. 8), le plastron, peut-être encore plus élargi et avec des sutures obliques, porte une cavité sterno-abdominale plus courte que chez *Halicarcinus*. Le crochet, placé comme chez *Halicarcinus* sur le rebord de la cavité, est situé encore plus bas (puisque l'abdomen est aussi plus court) ; on ne peut le rattacher à un sternite plus qu'à un autre ; il est situé si postérieurement qu'on pourrait, la suture 7/8 étant très oblique, le rattacher au sternite 8. Chez cette espèce également, l'abdomen ne laisse apparaître que six segments au total, sans trace d'une suture marquant la fusion de deux somites. Ce dernier segment abdominal offre une forme singulière : à la base, il porte deux expansions latérales bien visibles dorsalement, correspondant aux fossettes d'accrochage de l'abdomen (pl. 23, fig. 6) et, fait singulier, mobiles : elles viennent s'appliquer sur les crochets par leur face interne creuse et limitée par un bourrelet. Cette partie basale du dernier segment abdominal représente-t-elle le 6e segment ? La forme particulière du dernier segment et la localisation des fossettes dans sa partie proximale rendent plausible cette hypothèse. L'emplacement d'une telle fusion est inhabituelle car, chez les Crabes, ce sont les segments proximaux de l'abdomen qui se soudent (très souvent 3-4-5) et non les segments distaux (6 + telson).

Dans le sexe femelle aussi, l'abdomen ne se compose que de six segments, le dernier étant le plus développé.

Source : MNHN, Paris

Une autre singularité des Hymenosomatidae, qui est du même ordre que la précédente, est la position aberrante des vulves. Chez la femelle, surtout chez la femelle ovigère au plastron extrêmement décalcifié, transparent, (pl. 24, fig. 10), recouvert par un vaste abdomen, les sutures sont encore plus confinées sur les bords que chez les mâles et la zone indivise du sternum est encore plus étendue. Les vulves sont situées très en avant, presque au niveau des p1 chez *Halicarcinus planatus*, plutôt au niveau des p2 chez *Elamena pilosa*, dans la large zone non métamérisée. On se pose la même question qu'à propos des Palicidae : malgré leur position très antérieure, les vulves dépendent-elles du somite 6 comme c'est le cas chez les autres Brachyoures ? Il est probable que, comme pour *Palicus*, le tracé des nerfs jusqu'à la masse ganglionnaire thoracique révèlera que les vulves dépendent du somite normal, c'est-à-dire du somite 6, mais qu'elles ont été refoulées en avant par suite de l'aplatissement et de l'élargissement du corps, par suite aussi de la fusion de tous les somites thoraciques et d'un ensemble de facteurs qui ont entraîné de nombreuses modifications. La position oblique des sutures et la localisation latérale des endosternites correspondants sont révélatrices d'un processus particulier qui, en quelque sorte, a « déformé » le plastron.

L'orifice mâle est lui-même situé de façon singulière (fig. 30A), à savoir très loin de la suture 7/8, le sternite 8 offrant une large partie découverte, exposée, qui est fusionnée avec le sternite 7. On notera que, chez les Hymenosomatidae (moins toutefois que chez les Palicidae), les p5 sont rapprochées l'une de l'autre et ont une position dorsale, ceci entrant en jeu dans la localisation de l'orifice mâle et du pénis.

Enfin, signalons que, chez certains Hymenosomatidae, la cavité sterno-abdominale mâle n'est pas complètement remplie par l'abdomen, celui-ci, plus court, laissant en avant du telson un espace non recouvert. Les pléopodes, qui sont courts, parfois incurvés et logés tout au fond d'une cavité fortement excavée, sont cependant parfaitement protégés.

Palicidae (= Cymopolidae)[1]

Les Palicidae sont des Crabes dotés de caractères particuliers, à carapace peu épaisse et dernière paire de péréiopodes réduite, ramenée sur le dos. Leur position systématique, beaucoup discutée, demeure douteuse. Ils possèdent un plastron sternal extrêmement élargi en arrière des chélipèdes (fig. 30G) ; en avant, l'écusson sternal est étroit. Grâce aux cavités arthrodiales, que l'on peut découvrir sur les côtés, on reconnaît aisément la portion correspondant au sternite 3 dont dépend mxp3, limité en avant par une suture traversant de part en part l'écusson ; les cavités arthrodiales de mxp2 et de mxp1 permettent de localiser le sternite 2 et le sternite 1. Chez *Palicus*, on distingue très nettement, au-dessous de la pointe antérieure du plastron, les deux bras sclérifiés qui constituent chacun la branche supérieure de la cavité arthrodiale de mxp1 : c'est là que se situe le début du sternum thoracique. On a bien, dans ce cas comme dans d'autres, l'indication que mxp2 et mxp1 ne contribuent pas à former le plastron sternal. Toutes les sutures, de 4/5 à 7/8, sont interrompues, très loin du plan sagittal médian, les trois dernières ne pénétrant pas dans la large cavité sterno-abdominale : elles ne parcourent donc le plastron que dans sa partie exposée, c'est-à-dire non recouverte par l'abdomen. Seule, la suture 4/5 pénètre faiblement dans la cavité abdominale : à cet endroit, juste en arrière de la suture, la paroi sternale porte le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen, qui est donc placé très en avant à la surface du sternite 5.

Chez les Palicidae, les deux p5, dorsales, sont plus rapprochées l'une de l'autre que ne le sont les pattes précédentes, toutefois moins que chez le Retroplumidae (fig. 30D, F). Chez les Palicidae, une assez large portion sternale sépare l'abdomen (mâle ou femelle) de la coxa de p5. Le pénis, long et incurvé, sort d'une gaine formée par l'accolement de deux zones tubulaires et entourée partiellement par l'épisternite 7. On peut donc dire que l'orifice mâle est sternal : c'est pour cette raison que les Palicidae ont été retranchés des Dorippidae

1. Certains carcinologistes, et notamment Balss (1957, p. 1667), utilisent encore l'appellation Cymopoliidae. Mais le genre *Palicus* Philippi, 1818, étant le genre type (et non *Cymopolia* P. Roux, 1830, homonyme plus récent de *Cymopolia* Lamouroux, 1816, donc non valide), la famille doit porter le nom de Palicidae. L'auteur de la famille est Bouvier, 1897, bien que Rathbun, 1898, soit indiqué dans *Bull. zool. Nomencl.*, vol. 21, pt 5, 1964 (p. 338, 341, 342, 344) : l'appellation Palicinés a été employée par Bouvier (1897, p. 11) mais celle de *Paliens* figure p. 3 et p. 5 du même ouvrage, dans la clef établie par cet auteur.

Source : MNHN, Paris

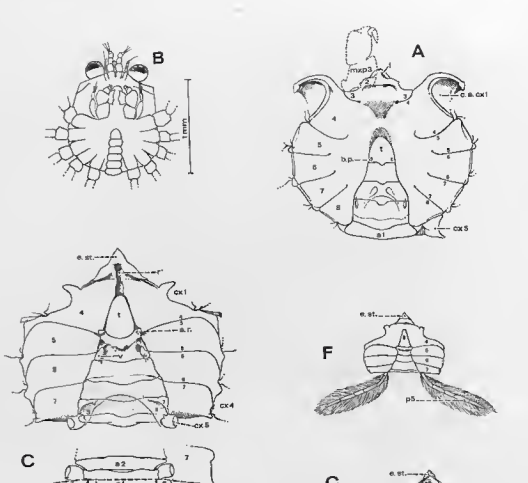


Fig. 30. — Sternum thoracique chez les Hymenosomatidae, Retroplumidae et Palicidae.

Fig. 30 A-B. — Plastron sternal d'*Halicarcinus planatus* (Fabricius). A, ♂ 11,5 × 21 mm, Ile Campbell, M. Filhol (MP) (× 4) ; B, jeune stade Crabe (et non mégalope), d'après Boschi et *al.*, 1969, fig. 7.
On remarquera que toutes les sutures sont interrompues et confinées sur les bords, d'où la vaste zone médiane indivise. A la paire de crochets abdominaux correspond une paire de fossettes placées dans les angles latéro-antérieurs du *dernier* segment abdominal.

Fig. 30 C-E. — *Retropluma* sp., ♀ 12 × 10 mm, Tuléar, 250-300 m (MP). C, plastron en entier (× 4,4) ; D, détail de l'articulation sternale de la coxa de p5, en vue dorsale de l'animal. Le bord postérieur de la carapace recouvre une partie du sternite 7 et du sternite 8, en raison de la réduction de p5 et de sa position dorsale. En pointillé épais, le bord postérieur de la carapace ; en pointillé fin, les segments abdominaux ; E, détail de la vulve et du crochet vestigial de l'appareil d'accrochage de l'abdomen chez la femelle (× 8,8).

Fig. 30 F. — *Retropluma notopus* (Alcock), ♂, côte de Coromandel, 100-250 m. D'après *Illustr. « Invest. »*, pl. 15, fig. 2b.
On notera les p5 atrophiées, plumeuses et rapprochées du plan sagittal médian.

Fig. 30 G. — *Palicus caroni* (Roux), ♂ 9 × 11 mm, Canaries, Exp. le « Talisman », Edw. et Bouvier det. (MP) (× 4,8).
On notera les sutures incurvées vers le haut, pratiquement toutes interrompues à la lisière de la cavité sterno-abdominale, l'atrophie de p5 et la gaine pénienne particulière aux Palicidés.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

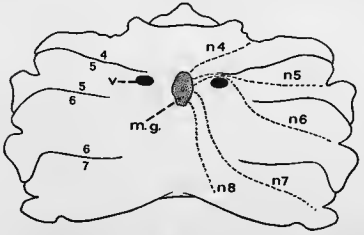
pour être rattachés aux Catométopes. Même chez la femelle, à abdomen largement ovale, le sternite 8 est visible latéralement et s'intercale entre l'abdomen et les coxae des p5.

La disposition décrite ici est celle de *Palicus caroni* (Roux). Si on observe le système endophragmal de cette espèce (pl. 19, fig. 5), on voit les lames endosternales localisées tout à fait latéralement (surtout les trois postérieures) et, au milieu, un vaste espace dénué de formations squelettiques, à l'exception d'une plaque médiane extrêmement saillante, qui correspond à la ligne médiane longitudinale apparente extérieurement.

Une particularité des Palicidae est la position des vulves qui sont refoulées très en avant, à la limite des sternites 4 et 5, dans la partie non métamérisée du plastron et au niveau où s'interrompt la suture 4/5 (pl. 24, fig. 9). La vulve se trouvant sur la partie indivise du sternum, il n'est pas évident qu'elle appartienne au somite thoracique 5 (comme l'ont cru Borradaile, 1907, et Rathbun, 1918). Le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen, lui, appartient bien au sternite 5 car il est situé dans la partie métamérisée du plastron, juste sous la suture 4/5.

Chez la femelle jeune, le crochet forme une saillie pointue, pratiquement au même niveau que la vulve mais en position plus externe. La disposition est la même chez la femelle ovigère, où les vulves sont seulement plus grosses et très arrondies et où le crochet fait parfois place à un bourrelet corné, non fonctionnel. Cette proximité de la vulve et du crochet rappelle ce qui existe chez les *Dorippe* femelles (pl. 25, 6g. 9) où vulve et crochet sont très proches, la vulve étant même en position plus antérieure. Pourtant, chez les Dorippidae, compte tenu d'une sinuosité très forte de la suture 5/6, le crochet appartient bien au sternite 5 et la vulve au sternite 6.

L'examen du système endophragmal chez un *Palicus* femelle montre que le vagin débouche dans la partie centrale dénuée de lames endosternales transversales : l'endosternite 4/5 est confiné dans la partie latérale du corps et, d'après la topographie, on ne peut savoir à quel somite appartient la vulve puisqu'elle se situe dans une zone largement indivise. Hartnoll (1968*a*, p. 296, fig. 14) a démontré que la vulve dépendait bien du sternite qui doit normalement la porter, comme chez les autres Crabes, à savoir du sternite 6. La dissection du système nerveux montre ordinairement que, de chaque appendice, part un nerf qui aboutit au ganglion nerveux thoracique central ; chez *Carcinus* notamment, le nerf partant de p3, c'est-à-dire celui du somite 6, passe en avant de la vulve pour rejoindre le ganglion. Or, chez *Palicus*, de la même façon, le nerf du somite 6 passe en avant de la vulve, ce qui montre bien que celle-ci appartient non pas au somite 5, mais au somite 6 (fig. 31).



m.g., masse ganglionnaire thoracique ; n4-n8, nerfs des somites thoraciques 4 à 8, innervant les périopodes 1 à 5 ; v, vulve ; 4/5-6/7, sutures sternales thoraciques 4/5 à 6/7.

Fig. 31. — Sternum thoracique chez une femelle de *Palicus obesa* (A. Milne Edwards). Les sutures sternales sont confinées dans les parties latérales du plastron et laissent entre leurs extrémités internes une large zone indivise. On voit que les nerfs des sternites 5 et 6 (reliant la masse ganglionnaire nerveuse thoracique aux périopodes 2 et 3) passent au-dessus de la vulve. Cela démontre que, malgré sa position très antérieure, la vulve appartient au somite 6, comme chez les autres Brachyoures. (D'après Hartnoll, 1968*a*, fig. 14).

Source : MNHN, Paris

Retroplumidae

Les Retroplumidae sont des Crabes aplatis et au tégument aminci, qui vivent en eaux assez profondes ; certaines formes sont presque abyssales. Nous n'avons malheureusement pu examiner qu'une femelle du genre *Retropluma* Gill (*Retropluma* sp. de Tuléar), sans doute impubère, l'abdomen étant encore de forme triangulaire. La dernière paire de périéiopodes est rudimentaire, plumeuse et ramenée sur le dos ; en outre, les deux p5, au lieu d'être écartées comme les pattes précédentes, sont rapprochées : l'abdomen remplit tout l'espace entre elles. Le plastron (fig. 30C), étroit et en forme d'écusson dans sa partie antérieure, s'élargit fortement en arrière des chélipèdes : les sternites 5, 6 et 7 sont donc très développés en largeur. En revanche, le sternite 8, qui porte la patte atrophiée, est réduit et se trouve caché par l'abdomen. La partie du sternite 8 qui pourrait être visible au niveau de la coxa de p5, dans une vue dorsale de l'animal, est recouverte par la carapace, tout comme une partie du sternite 7 et du premier segment abdominal (fig. 30D).

Nous verrons ci-après, chez les Hexapodidae (fig. 30) où p5 a complètement disparu, un recouvrement analogue de la région thoracique postérieure par la carapace mais, chez ces Crabes, il y a un dispositif d'engrènement de la carapace avec le plastron, ce qui n'existe pas chez les Retroplumidae.

Dans le genre *Retropluma*, l'articulation de p5 sur le sternite 8 se réalise sous l'abdomen, tout au moins chez la femelle : on distingue bien le condyle articulaire de la coxa de p5 sur un sternite 8 très réduit (fig. 30D).

D'après les auteurs qui ont examiné des spécimens mâles [1], l'orifice mâle serait coxal, au sommet d'un tubercule proéminent situé à l'angle antéro-interne de la coxa de p5, « the tubercle being embedded in a notch in the posterior border of the sternum » (*cf.* Alcock, 1899, p. 79-81, à propos de *Ptenoplax notopus* Alcock et Anderson = *Retropluma notopus*) (*cf.* fig. 30F). Balss (1957, p. 1662) indique pour les Retroplumidae : « Die Geschlechtsöffnungen des ♂ liegen in den Coxen der P/5, aber die Gänge ziehen in eine Sternalgrube nachvorn ».

Chez *Retropluma*, toutes les sutures sont incomplètes : les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent sur le bord de la cavité sternale ; la suture 6/7 pénètre dans cette dernière et se prolonge encore un peu par un léger sillon ; la suture 7/8 est très réduite.

La cavité sterno-abdominale se continue en avant, chez la femelle, par une étroite rainure où se logent les pléopodes qui dépassent de l'abdomen, un peu comme chez les femelles d'Hexapodidae (*cf.* fig. 33). Les descriptions et les figures des auteurs, qui ont eu sous les yeux des mâles de Retroplumidae, n'indiquent aucune tranchée pour l'insertion des pléopodes mâles à la façon des Hexapodidae (*cf. Retropluma notopus* : fig. 30F).

Hexapodidae

Les Hexapodinae (*sensu* Balss, 1957, p. 1658) sont des Crabes non pas décapodes mais octopodes puisqu'ils ne possèdent que quatre paires de périéiopodes, par suite de l'absence de la cinquième paire. Ce sont aussi des hexapodes, si l'on considère la présence de seulement six pattes ambulatoires. Nous élevons au rang de famille (soit Hexapodidae) ce groupe rattaché tantôt aux Pinnoteridae, tantôt aux Goneplacidae.

Chez un genre, *Amorphopus* Bell (nom préoccupé et remplacé par *Paeduma* Rathbun), la dernière patte n'a pas complètement disparu : il en demeurerait un rudiment sous forme d'un petit tubercule, placé dans une encoche à la base de la coxa de p4. Malheureusement, l'unique exemplaire du genre n'a pas été retrouvé dans les collections du British Museum.

Les Hexapodidae sont des Crabes généralement commensaux, qui vivent dans des tubes d'Annélides ou des cavités d'Hydrozoaires. Le corps est allongé transversalement. Chez toutes les espèces que nous avons examinées, p4 est inséré dorsalement et le sternite qui le porte (sternite 7) est partiellement en position dorsale :

1. Entre-temps, nous avons pu examiner un spécimen mâle de Retroplumidae. Le pénis débouche du condyle, en forme de tubercule, de la coxa de p5, condyle qui s'intercale entre le sternite 7 et le sternite 8. Ce dernier est complètement caché par l'abdomen, tandis qu'une étroite bande est recouverte par la carapace (*cf.* fig. 54 F, G).

Source : MNHN, Paris

tout cela contribue à raccourcir longitudinalement le corps et à lui donner une forme tubulaire transversalement. Le disparition de p5 apparaît comme une simplification pour un Crabe devant se mouvoir dans un espace restreint. Il est manifeste que ces Brachyoures sont profondément modifiés par leur mode de vie.

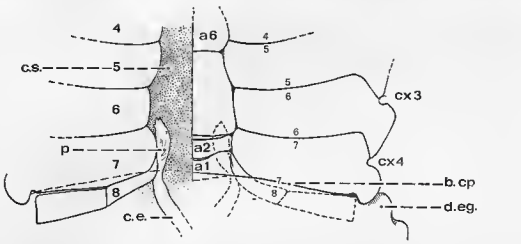


FIG. 32. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Islands, Tual, 22 m, Siboga Exp., st. 258 (ZMA) : rapports du sternum thoracique et de la carapace (× 15). A gauche, on a soulevé le bord postérieur de la carapace (en pointillé) pour montrer le sternite 8 qui a glissé sous le céphalothorax et n'est pas visible normalement, ainsi qu'on le voit à droite (bord postérieur de la carapace en traits pleins). En grisé, à gauche, la cavité sterno-abdominale ; à droite, l'abdomen représenté par moitié.

a1, a2, a6, premier, deuxième, sixième segment abdominal ; b.cp., bord postérieur de la carapace ; c.e., canal éjaculateur ; c.s., cavité sterno-abdominale ; cx3, cx4, coxa de p3 et de p4 ; d.eg., dispositif d'engrènement carapace-plastron ; p, pénis ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures thoraciques 4/5 à 7/8.

Le sternum thoracique des Hexapodidae présente certaines particularités fort intéressantes.

Tout d'abord, le somite thoracique 8 qui, normalement, porte p5 n'a pas disparu, comme l'ont cru de nombreux carcinologistes. GORDON (1971) a bien remarqué que le sternite 8 a glissé sous la carapace et que cette dernière le recouvre. Pour faire apparaître le sternite 8, il suffit de soulever la carapace, dont le bord postérieur montre vers l'angle interne une concavité dans laquelle vient s'encastrer une saillie du sternite 7, plus précisément de l'épisternite 7 : la carapace et le plastron ont un dispositif d'engrènement (fig. 32). Au sternite 7 fait suite une bande assez étroite, faiblement calcifiée, se terminant du côté externe près de la saillie d'emboîtement du plastron. Cette dernière pièce thoracique est divisée en deux par un sillon longitudinal (GORDON, *ibid.*, signale que cette bipartition n'est pas constante). Dans une première hypothèse, homologuons l'ensemble de la pièce thoracique postérieure au sternite 8. D'après nos observations, ce sternite 8 n'est pas entièrement caché par la carapace, sa portion tout à fait interne se trouvant exposée, tout comme les sternites précédents : elle se présente sous forme d'une pièce très étroite, triangulaire, calcifiée, de part et d'autre de l'abdomen, chez le mâle (fig. 32, 33F) et chez la femelle (fig. 33E). Cette partie du sternite 8 remonte un peu le long du sternite 7, sur les bords de la cavité abdominale. C'est à cet endroit que, chez le mâle, sort le pénis ; on voit bien, en continuité avec ce dernier et en contrebas, le canal éjaculateur.

On peut émettre une autre hypothèse. La bande sternale qui a glissé sous la carapace et qui est située postérieurement au sternite 7 pourrait, tout au moins quand elle est bipartite, ne pas correspondre en entier au somite 8 : la partie externe appartiendrait au somite 7 ou, peut-être, serait d'origine appendiculaire. L'interprétation est difficile et d'autres observations seront nécessaires. Un fait semble certain : la portion interne de cette formation sternale représente le sternite 8.

LANKESTER (1904, p. 538, 539) a bien expliqué cette tendance à l'atrophie et à l'avortement de certains somites. Ce phénomène se produit généralement en avant ou en arrière d'un tagme. Le cas des Hexapodidae entre dans la douzième règle de LANKESTER : « le somite antérieur ou postérieur d'un tagme peut s'atrophier, diminuer de taille ou avorter partiellement, par suppression de certains de ses méromes : finalement, un tel

Source : MNHN, Paris

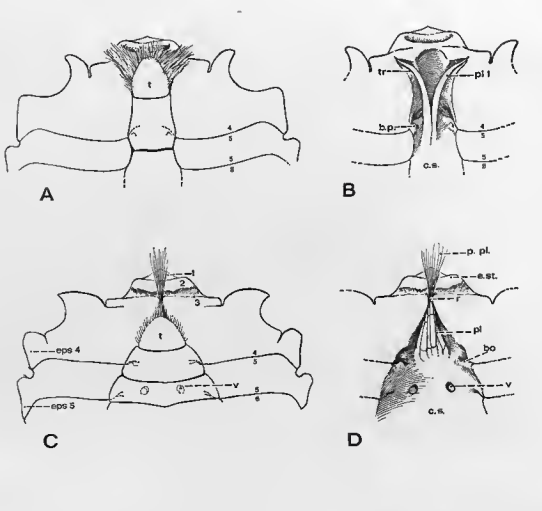


Fig. 33. — Cavité sterno-abdominale et tranchées ou rainures sternales chez les Hexapodidae mâles et femelles.

Fig. 33 A-B. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Isl., Tual, 22 m, Siboga Exp., st. 258, Tesch det. (ZMA). A, partie antérieure du sternum thoracique, abdomen en place avec sa pilosité (× 10) ; B, *id.*, abdomen enlevé : on aperçoit la cavité sterno-abdominale et les deux pli *in situ*, logés dans deux tranchées latérales (× 10).

Fig. 33 C-E. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♀ 4,6 × 7 mm, Paternoster Islands, Sailus Ketjil, Siboga Exp., st. 37 (ZMA). C, partie antérieure du plastron sternal, abdomen en place avec sa pilosité : l'extrémité sétifère des pléopodes déborde de la cavité sterno-abdominale (× 11) ; D, *id.*, abdomen enlevé : l'extrémité des pléopodes est regroupée dans une rainure au sommet de la cavité sterno-abdominale (× 11) ; E, plastron sternal en entier (× 8) : on voit une portion du sternite 8 de part et d'autre du premier segment abdominal, ainsi que la rainure qui prolonge la cavité sterno-abdominale de la femelle (pléopodes non représentés).

Fig. 33 F. — *Lambdophallus anfractus* Rathbun, ♂ 4,7 × 7,3 mm, Siam. (D'après Rathbun, 1910, fig. 36a). Dans les vastes tranchées latérales se logent les pléopodes mâles.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

somite peut disparaître et ne laisser, dans la structure adulte, aucune trace apparente de sa présence dans les formes anecstrales ». Lankester nomme ce processus : « excalation of a somite ». Chez les Hexapodidae, le somite 8 s'est réduit et l'un de ses mèromes, p5, a disparu.

Le développement larvaire et post-larvaire des Hexapodidae n'est pas connu. Il serait intéressant de savoir si, dans les premiers stades de la vie et chez la mégalope, la dernière paire de pattes est présente et, dans cette éventualité, à quel stade le jeune Crabe perd ses deux p5.

L'orifice mâle ne peut pas être coxal puisque p5 et, aussi, sa coxa (tout au moins dans sa morphologie habituelle) ont disparu. Du reste, la disposition du sternite 8 est telle que l'orifice mâle doit être sternal.

On peut comparer la disposition du sternite 8 des Hexapodidae à celle qui existe chez les Retroplumidae (fig. 30C-E, 30F), chez lesquels p5 ne manque pas mais est atrophiée : il n'est pas étonnant de retrouver dans ces deux types de Crabes une réduction du dernier somite thoracique. Chez les uns et les autres, la carapace recouvre le sternite 8 dans sa plus grande partie : on peut considérer ce processus comme une convergence résultant de la réduction ou de la disparition de la dernière paire de péréiopodes.

Le plastron sternal des Hexapodidae est extrêmement élargi en arrière des chélipèdes, comme l'est, du reste, l'ensemble du corps, qui est très étalé transversalement. Toutes les sutures sont interrompues médialement ; les extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6 se prolongent jusque sur les flancs de la profonde cavité sterno-abdominale ; la suture 6/7 s'interrompt juste sur le bord de cette dernière.

Le sternum thoracique des Hexapodidae présente d'autres singularités. Dans certains cas, il est creusé de tranchées latérales ou obliques qui prolongent la cavité sternale et dans lesquelles s'insèrent les très longs premiers pléopodes sexuels mâles (fig. 37F). Ces tranchées (fig. 33A, B, F) sont parfois peu visibles car elles sont recouvertes par l'abondante pilosité qui protège les appendices copulateurs.

Tesch (1918, p. 238) a remarqué ces tranchées mais ne les a pas figurées. D'après sa diagnose, elles peuvent être mal définies et courtes : genre *Hexapus* de Haan ; ou bien elles sont transverses, profondes, bien délimitées et accueillent l'extrémité coudée du pl1 : genre *Lambdophallus* Aleock, avec l'espèce *L. anfractus* Rathbun (voir la note infrapaginale ci-dessous).

Sankarankutty (1975, fig. 1B) vient de décrire une nouvelle espèce d'*Hexapus*, *H. estuarinus*, où deux tranchées transversales sont présentes chez le mâle, qui peut y loger l'apex incurvé du pl1, absentes chez la femelle dont les extrémités des pléopodes se groupent dans une simple rainure terminale de la cavité sternale.

Campbell et Stephenson (1970, p. 286, fig. 49H) font allusion, chez une espèce qu'ils établissent, *H. granuliferus*, à un sillon en forme de T sur le plastron sternal.

C'est ce que nous avons observé chez une espèce d'*Hexapus* s.l. [1] du golfe Persique ; la femelle de la même espèce offre un plastron dépourvu de tranchées obliques ou latérales, mais la cavité sterno-abdominale se continue par un prolongement antérieur qui accueille l'extrémité groupée des pléopodes, dont les longues soies apparaissent à découvert en avant du telson (fig. 33C-E).

Chez d'autres Hexapodidae à cavité sterno-abdominale allongée, la partie antérieure du plastron est excavée et reçoit les palpes sétifères des pattes-mâchoires qui sont extrêmement développés. Cette disposition se rencontre chez *Hexapus* (*Thaumastoplax*) *anomalipes* (Miers) (*cf.* Monod, 1956, p. 363, fig. 471-477), dont la première paire d'appendices sexuels est filiforme ; il ne semble pas qu'il y ait ici, chez le mâle, de tranchées sternales transverses ou obliques, mais il faudra néanmoins vérifier si l'apex du pl1 ne déborde pas de la cavité sternale.

La position systématique du groupe naturel désigné d'après *Hexapus* comme genre type a été beaucoup controversée. Pratiquement, tous les carcinologistes le subordonnent à une famille. Par exemple, Ortmann (1894*a*, p. 690-691) inclut les Hexapodinae dans les Pinnoteridae, tandis

1. Le genre *Hexapus* de Haan a été divisé en plusieurs sous-genres par Monod (1956, p. 361-374), qui a bien fait ressortir les confusions faites par les carcinologistes entre les diverses formes. Ce classement était d'autant plus compliqué que les Hexapodidae ne sont connus que par un petit nombre d'exemplaires. Nous adoptons tout à fait les vues de Monod, mais nous n'entrerons pas ici dans le détail des attributions sous-génériques. Il est certain que les caractères du plastron sternal pourront être utilisés dans ce groupe difficile.

Source : MNHN, Paris

qu'Alcock (1900, p. 293, 329-331), Tesch (1918, p. 150, 237-243), Monod (1956, p. 361) et Balss (1957, p. 1658) en font une sous-famille dépendant des Goneplacidae. Il ne fait, certes, aucun doute que ces Crabes hexapodes ont, entre l'abdomen et la coxa de p4, un large sternite et que l'orifice mâle est sternal. Nous ne pouvons rattacher ces Brachyoures à aucun des groupes de Goneplacidae *s.l.* que nous avons étudiés de façon préliminaire (Guinot, 1969*a*). C'est pourquoi nous les avons extraits des Goneplacidae et les avons élevés au rang de famille. Les Hexapodidae Miers offrent des caractères de convergence avec certains autres Brachyoures et seule une étude très complète permettra de déceler leurs véritables liens phylétiques.

Le tableau 3 récapitule les genres et les groupes caractérisés par quatre sutures transversales incomplètes.

Tableau 3. Récapitulation des genres ou groupes avec les quatre sutures transversales incomplètes

Oxystomata	à savoir	Dorippidae (Tymolinae exclus) Orithyinae Leucosiidae		Tous (sauf Matutinae et Calappinae)
Brachygnatha	Oxyrhyncha [1]	Majidae		Tous
—	—	Parthenopidae (*pro parte*)		*Lambrus*, *Cryptopodia*, *Heterocrypta*
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Atelecyclidae	Acanthocyclinae [2]	*Bellia*, *Heterozius*
—	—	Portunidae [2]		Tous (sauf Carcininae, à contrôler)
—	—	Oeypodidae		Tous
—	—	Grapsidae		Tous
—	—	Gecarcinidae		Tous
—	—	Pinnoteridae		Tous
—	—	Mictyridae		*Mictyris*
—	—	Hymenosomatidae		Tous
—	—	Palicidae		Tous
—	—	Retroplumidae		Tous
—	—	Hexapodidae		Tous

V. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES

La réunion des sternites thoraciques en un plastron n'est pas une innovation des Brachyoures, car une telle structure se trouve déjà chez certains Anomoures. Il n'en est pas moins vrai que l'existence d'un plastron est une caractéristique essentielle qui se rencontre chez tous les Brachyoures. Le sternum thoracique est très différemment conformé chez les pédithrèmes et chez les sternithrèmes : il sera instructif de connaître à fond la formation du plastron chez les Dromiacea, les Homoloidea et autres pédithrèmes car il y est dans un état qui, à la fois, témoigne de l'ancienneté de ces groupes et se manifeste par des transformations spéciales.

1. Hymenosomatidae et Eumedoninae exclus.
2. Ce que nous appelons Bellioidea, famille des Bellidae ; *cf.* Guinot, 1976.
3. Chez certains Portunidae (*Callinectes*, *Scylla*, etc.), les lignes de sutures thoraciques sont prolongées, après leur interruption, par des sillons auxquels, intérieurement, correspondent non des phragmes (lames endosternales) mais de simples crêtes.

Source : MNHN, Paris

Chez les sternitrèmes nous avons pu mettre en lumière plusieurs tendances évolutives, plus ou moins associées :

1) perte des sutures thoraciques antérieures ; en même temps, réduction de l'écusson qui, plésiomorphe, s'avance entre les mxp3 et, apomorphe, devient rudimentaire ; 2) perte progressive, d'avant en arrière et sur une largeur de plus en plus grande, des sutures thoraciques postérieures, jusqu'à leur disparition dans la zone médiane ; 3) élargissement et raccourcissement de l'ensemble du plastron (condensation segmentaire) ; 4) agrandissement en largeur du sternite thoracique 8 ; 5) perte de la délimitation des épisternites ; chez les formes les plus primitives de chaque lignée, une suture sépare encore les épisternites des sternites contigus ; cette suture disparaît au niveau de certains somites et, enfin, de tous. La vraie nature des épisternites n'est pas encore éclaircie : sont-ils des formations de même origine que les sternites ? Pourrait-il s'agir de dépendances appendiculaires, ayant notamment un rapport avec la précoxa, comme le suggèrent certains auteurs (*cf.* Hansen, 1921 ; 1925) ?

Grâce à l'établissement de ces tendances évolutives, la forme du sternum thoracique peut être utilisée dans la taxonomie des Brachyoures comme indice du niveau évolutif.

Sur certains points, les recherches doivent être approfondies. Voici quelques problèmes :

a) présence d'un épisternite 8 chez les formes à sternite 8 développé ; *b*) processus de la coalescence des somites situés en avant des somites locomoteurs ; *c*) cas des formes où le sternum se prolonge autour des appendices ; *d*) nombre et topographie précise des foyers à partir desquels s'édifie le sternum thoracique lors du développement embryonnaire ; *e*) évolution morphologique du plastron sternal pendant le développement larvaire.

Portant les marques de la métamérisation primitive, le sternum thoracique est certainement l'un des caractères morphologiques externes les plus valables pour le systématicien. Certes, il est modelé par la traction qui s'exerce à partir de ses insertions musculaires, mais celles-ci concernent presque exclusivement les appendices ; la plupart des autres parties dures présentent plusieurs surfaces sur lesquelles s'insèrent des muscles ayant des fonctions très variées.

Le plastron sternal constitue une structure privilégiée du point de vue de la biométrie, car on y détermine aisément des points de repère et, ainsi, on mesure avec précision certaines grandeurs et on calcule des paramètres. Sa croissance est isométrique par rapport à celle de l'organisme tout entier ; les coefficients de variabilité sont à peu près les mêmes pour le plastron et pour l'ensemble du corps. Le parallélisme est conservé au cours de toute l'histoire individuelle, malgré les mues successives (sauf chez les femelles postpubérales).

A la suite de ces considérations, une tradition sera peut-être renversée : le regard du carcinologiste ne devrait pas se poser seulement sur la carapace et juger en tout premier lieu d'après la silhouette générale vue dorsalement, mais se porter, avec au moins autant de curiosité, vers la face ventrale du Crabe qui, outre le plastron sternal, offre les riches particularités de la cavité sterno-abdominale, de l'appareil d'accrochage et de l'appareil génital mâle ou femelle.

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ET APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN

L'un des caractères essentiels des Brachyoures, auquel, du reste, ces Crustacés doivent leur nom (βραχύς, court ; οὐρά, queue), c'est l'abdomen très peu développé, rabattu sous le thorax, constitué de segments souvent peu mobiles les uns par rapport aux autres, parfois soudés entre eux et ne portant pas de pattes locomotrices. Généralement de même forme et de même capacité que le pléon, une cavité prend naissance, par excavation de la paroi du plastron sternal : elle reçoit les sept segments abdominaux qui font suite aux huit segments thoraciques. Une fois engainé dans la cavité sterno-abdominale, l'abdomen ne fait pas saillie et s'intègre à l'ensemble du corps, dont le contour général est alors celui du céphalothorax.

La tendance de l'abdomen à s'appliquer contre la paroi sternale ne se manifeste pas que chez les Crabes. Chez certains autres Décapodes (Astacidae, Galatheidae), un reploiement de l'extrémité du pléon est ébauché, mais l'abdomen ou la nageoire caudale sert encore à la nage. Chez certains Paguroidea (par exemple : Lomidae, Lithodidae : *cf.* fig. 1B, 1C ; pl. 1, fig. 2) et chez les Porcellanidae (*cf.* fig. 1E), l'abdomen se recourbe dans sa plus grande partie pour venir en contact avec la face ventrale : il n'y a pas, pour autant, formation d'une cavité destinée à l'accueillir. *La cavité sterno-abdominale est donc une innovation des Brachyoures.* Il faut toutefois noter que les formes considérées comme étant à la racine des Brachyoures ne rabattent que les segments postérieurs de l'abdomen, les autres étant dans le prolongement du céphalothorax (Raninidae *pro parte*, Tymolidae, Homolodromiidae), et qu'il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale chez les Crabes péditrèmes ; le sternum thoracique est, du reste, différemment conformé par comparaison avec celui des Brachyoures sternitrémes (*cf. infra* : Brachyoures péditrèmes).

On conçoit aisément que, ne servant plus à la locomotion comme chez les Macroures et qu'étant devenu rudimentaire, l'abdomen des Brachyoures ait acquis d'autres fonctions, ce qui entraîne des modifications anatomiques des régions avoisinantes. S'il pendait librement à l'extrémité postérieure du corps ou s'il débordait, il pourrait gêner la locomotion ou la natation. L'effacement de l'abdomen, son insertion dans la forme générale du corps, s'accompagne d'un processus lié au précédent : sa coaptation avec la région sternale correspondante. Cette coaptation est une autre originalité des Brachyoures. Chez les formes évoluées, où la coaptation atteint son état le plus parfait, le pléon est non seulement rabattu contre le thorax mais, en outre, il s'engage parfaitement dans l'espace qui lui est réservé : ses bords épousent étroitement la lisière de la cavité sterno-abdominale et, parfois, s'engrènent avec celle-ci de façon plus complexe, par suite d'un véritable moulage des parties complémentaires.

L'innovation la plus singulière des Brachyoures est l'apparition d'un mécanisme très particulier qui permet à l'abdomen d'être maintenu contre le sternum thoracique. Cette coaptation spéciale, qui assure la fixation et l'immobilisation de l'abdomen, est dénommée *appareil bouton-pression* ou *appareil d'accrochage* ; elle représente un perfectionnement supplémentaire à la formation de la cavité sterno-abdominale.

I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE. VALEUR TAXONOMIQUE DE L'APPAREIL D'ACCROCHAGE

Typiquement, l'élément sternal consiste en une paire de *crochets* saillant à la surface du sternite 5 (portant la deuxième paire de péréiopodes thoraciques) et situés au-dedans de la cavité sterno-

Source : MNHN, Paris

abdominale. Selon les cas, le crochet proémine en avant, au milieu ou en arrière sur le sternite, parfois tout près de la suture 4/5, d'autres fois à la limite de la suture 5/6. Lorsque l'abdomen se rabat, la paire de crochets symétriques est reçue dans une paire de *fossettes* creusées à la face interne de l'abdomen, généralement dans les angles latéraux-postérieurs du sixième segment. Dans sa forme la plus fréquente, la fossette est une simple excavation de la paroi abdominale, partiellement limitée par un bourrelet cuticulaire, en fer à cheval ; il ne s'y attache aucune formation musculaire. Extérieurement, chaque fossette forme une petite bosselure. Ainsi se réalise une sorte de boutonnage, qui se traduit par un déclic nettement perceptible. Seul, le dernier « segment » abdominal (telson) [1] reste libre : il agit comme un clapet permettant de dégager l'anus qui débouche à son extrémité. L'extension de l'abdomen ne semble pas nécessaire pour la défécation.

Par le jeu de muscles fléchisseurs et extenseurs, le Crabe tient son abdomen rabattu dans la rainure sternale ou l'en éloigne. En position de repos, l'abdomen mâle est tenu dans la flexion par simple contraction tonique des muscles adducteurs. D'après les données habituelles des naturalistes, il semble que l'abdomen soit pratiquement toujours accroché ; nous souhaiterions des observations très précises à ce sujet, sur des Crabes dans leur milieu naturel ou en captivité. Si on décroche artificiellement l'abdomen d'un *Carcinus maenas*, la fermeture se rétablit après un temps variant de quelques secondes à deux heures ; un Crabe dont on a raboté les saillies sternales garde son abdomen en position de reploiement (Kollmann, 1937, p. 80). Ce n'est que dans la position d'accouplement que l'abdomen se décrochera it se déploierait après disjonction des parties coaptées.

Parfois, l'ajustement de l'abdomen au sternum est si solide qu'il n'est pas possible de décrocher artificiellement le pléon sans le briser, les crochets restant inséparables des fossettes. C'est notamment le cas des Crabes nageurs du genre *Callinectes* Rathbun. Nous verrons plus loin que, chez certains Leucosiidae, l'abdomen s'incruste si intimement dans le bord de la cavité sternale qu'on ne peut soulever l'abdomen sans l'endommager ; il semblerait qu'il y ait, partiellement, adhérence. La coaptation aurait tendance à devenir permanente et peut-être à se transformer en soudure, ce qui pourrait constituer, dans ce cas précis, une gêne.

Ce remarquable dispositif a été découvert par G. L. Duvernoy qui, en 1850 et 1853, en a donné une bonne description, en a indiqué le mécanisme et a observé sa présence constante chez un certain nombre de Crabes, à l'exception du genre *Gelasimus* (= *Uca*).

Dans une première note (1928*a*), Ch. Pérez attire à nouveau l'attention sur le système d'accrochage de l'abdomen, pratiquement méconnu par les carcinologistes. Puis, immédiatement (1928*b*, 1929*b*), il se livre à une brève analyse de l'évolution de ce dispositif dans la série des Décapodes Brachyoures. Chez le genre *Dromia*, à abdomen élargi, le sixième segment de l'abdomen porte des rudiments d'uropodes (homologués aux pléopodes atrophiés de l'avant-dernier segment abdominal) : symétriquement, chacun de ceux-ci vient se placer en avant d'une saillie de rétention située sur la coxa de la première paire de pattes ambulatoires. Pérez émet l'hypothèse que la fossette sous-abdominale des autres Crabes correspond à l'uropode vestigial des Dromiacés, qui se serait incorporé au sixième segment abdominal ; parallèlement, le crochet aurait émigré de la coxa de p2 sur le sternite correspondant (sternite 5).

Dans son étude sur les coaptations et formes correspondantes chez les Décapodes, Kollmann (1937) insiste sur le fait que le dispositif en question est non pas « un bouton-pression, dont les deux moitiés sont maintenues unies par élasticité, mais un simple appareil d'accrochage, composé d'une ' boucle ' et d'un crochet » (p. 59). Il suffit d'exercer une poussée en avant, à la base de l'abdomen, pour décrocher celui-ci. L'accrochage ne serait stable qu'à la faveur d'une tension longitudinale dirigée vers l'arrière, résultant du tonus des muscles adducteurs de l'abdomen. Kollmann en conclut que l'accrochage est un phénomène actif.

Pérez (1929*b*, p. 1145) et Kollmann (*loc. cit.*) sont dans l'erreur quand ils déclarent que *Carcinus* n'est pas capable de décrocher son abdomen ; ce serait seulement à la faveur de la mue précédant l'accouplement que seraient dégagés les pléopodes. Cela ne peut être vrai, car beaucoup de Crabes, surtout les mâles, ne muent

1. Rappelons que, si on dénombre sept segments abdominaux, on considère généralement que le dernier, ou *telson*, toujours dépourvu d'appendices, n'a pas valeur de métamère ; tout comme l'acron, il serait différent du point de vue embryologique (*cf.* Calman, 1909, p. 6, 7 ; Balss, 1940, p. 28, 91). Mais, depuis quelque temps, la vraie nature du telson chez les Arthropodes, et plus particulièrement chez les Crustacés, est à nouveau remise en question. C'est ainsi que l'on parle de *pléotelson* chez les Bathynellacea. Nous renvoyons aux travaux de Sharov (1966, p. 213-217, fig. 82), qui étudie l'évolution du telson chez les Arthropodes (y compris les Insectes), de Bowman (1971) et de Schminke (1976).

Source : MNHN, Paris

pas avant la copulation. Le décrochement est donc une phase active, qui doit être effectuée au plus tard à l'instant où le mâle va déposer le sperme dans les vulves. Il serait intéressant de connaître le moment exact du décrochage de l'abdomen lorsqu'il y a parade sexuelle et préliminaires avant la copulation. Quant au bouton-pression des Crabes, les considérations de KOLLMANN concernant une coaptation susceptible de devenir gênante paraissent discutables. Il faut néanmoins retenir le cas des Oxystomes où la coaptation semble avoir tendance à se transformer en adhérence (*cf. infra*).

D'après DUVERNOY et PÉREZ, les femelles adultes ne possèdent pas de crochets sternaux ou, du moins, quand ils existent, ils sont trop rudimentaires pour être fonctionnels. Les pléopodes, volumineux, empêchent l'application contre le plastron de l'abdomen, lequel reste en adduction : l'abdomen femelle est « simplement ramené contre le thorax par tonicité musculaire et peut être écarté sans efforts » (PÉREZ, 1928*a*, p. 462). Les jeunes femelles sont munies d'un appareil semblable à celui des mâles, lequel disparaîtrait à la mue de puberté (PÉREZ, 1933*a*).

La féminisation de l'abdomen mâle, après infestation par une Sacculine, entraîne, entre autres modifications, la réduction, puis la disparition, du dispositif d'accrochage. PÉREZ (1933*b*) a observé, chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), la conservation des crochets et des fossettes, susceptibles de se « boutonner », tant que l'abdomen garde le type mâle ; au fur et à mesure que l'abdomen se féminise davantage, les crochets se réduisent, les fossettes s'ouvrent plus largement et la coaptation n'est plus possible par suite de l'élargissement anormal du pléon, qui empêche toute coïncidence ; à un degré plus marqué de féminisation, il y a disparition totale des deux éléments de l'appareil d'accrochage.

Les systèmes bouton-pression sont relativement rares dans la Nature : on connaît celui qui ferme le manteau de certains Mollusques Céphalopodes (Seiche, Calmar) et celui qui attache les hémélytres au thorax chez des Hémiptères (Nèpes, Corises, etc.) (CUÉNOT, 1925, p. 271).

Discutant du problème des coaptations et cherchant une explication à la genèse des adaptations et, plus particulièrement, des organes coaptés, CUÉNOT (1941, p. 209-215) évoque le bouton-pression des Crabes. Il y voit une preuve de la finalité du monde vivant.

MACQUART (1936, p. 45) indique brièvement que, à son avis, le dispositif bouton-pression, absent chez certains Crabes évolués (*Uca* et certains Oxystomes), est probablement « remplacé physiologiquement par un autre dispositif ».

On n'en sait guère plus au sujet du dispositif d'accrochage de l'abdomen brachyourien. Les taxonomistes ne font jamais allusion à ce caractère chez les différents types de Crabes ; seuls font exception quelques auteurs qui ont étudié les Crabes à orifices femelles coxaux et dotés de spermathèques indépendantes (Crabes péditrèmes). Dans la littérature carcinologique, les diverses modalités que présente cette double différenciation chez les nombreux groupes de Crabes sont passées sous silence ou inconnues.

Nos recherches nous ont amenée à l'idée que le dispositif d'accrochage constituait un excellent critère taxonomique et qu'il pouvait être utilisé à plusieurs niveaux hiérarchiques. Son apparition est liée à la formation de la cavité sterno-abdominale, ce que nous montrerons à l'aide d'exemples. C'est pourquoi nous étudions conjointement la cavité sternale et l'appareil d'accrochage.

On peut s'étonner de la variété des types d'accrochage ou de rétention de l'abdomen qui existe chez les Brachyoures. Certes, le système bouton-pression est le plus répandu, mais nous avons observé de très nombreuses autres possibilités de maintien du pléon. De plus, *chez une même espèce* l'abdomen peut être fixé à l'aide de *plusieurs* dispositifs (cas des Dromiacea, des Homoloïdea, des Pinnoteridae).

Il existe aussi divers cas où il n'y a pas de dispositif d'accrochage :

1) Chez certains Brachyoures péditrèmes, l'abdomen est en grande partie dans le prolongement du céphalothorax ; il ne reploie contre la paroi sternale et contre la face interne des coxae que ses segments les plus antérieurs : Raninoidea (sauf *Lyreidus* où l'abdomen est nettement reployé et se trouve fixé par une paire de saillies) ; Tymolidae, où il semble n'exister qu'une étroite correspondance entre les bords de la cavité abdominale et les segments antérieurs de l'abdomen.

2) Chez certains Brachyoures sternitrèmes, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale : l'abdomen court est éloigné du sternite 5 (qui porte habituellement la paire de différenciations sternales) et nous n'avons

Source : MNHN, Paris

observé aucun dispositif d'accrochage de l'abdomen : *Corystes, Pseudocorystes*. Par ailleurs, une cavité sterno-abdominale peut creuser le sternum sans que soit présent un système maintenant le pléon : *Orithyia*.

3) Chez divers Brachyoures sternitrèmes à cavité sterno-abdominale bien excavée, le dispositif d'accrochage disparaît *chez le mâle* au-delà d'une certaine taille : *Eriocheir*, certaines *Sesarma* s.l., etc.

4) Quelques Brachyoures sternitrèmes à cavité sterno-abdominale excavée sont dépourvus d'appareil de maintien de l'abdomen, quelle que soit la taille : *Ocypode, Uca* (*pro parte*), *Macrophthalmus* (*pro parte*), *Dotilla* (*pro parte*), *Cyrtograpsus*, de nombreuses *Sesarma* s.l., *Mictyris*, etc. Certains de ces Crabes (*Uca* par exemple) sont considérés comme parmi les plus évolués : on peut penser que l'appareil d'accrochage a disparu au cours de l'évolution, l'abdomen restant néanmoins reployé et appliqué contre le sternum. Ces formes sont pour la plupart semi-terrestres ou terrestres. C'est généralement chez les familles où l'appareil est facultatif selon les genres et les espèces ou bien absent chez le mâle au-delà d'une certaine taille, que l'on trouve les cas d'appareil d'accrochage absent, disparu.

Les cas intéressants sont ceux où le système d'accrochage existe dans ses deux parties, sternale et abdominale, mais n'est pas fonctionnel par suite, notamment, d'une non-correspondance des éléments : *Nautilocorystes, Peltarion, Bellia*. Chez ces Crabes, l'abdomen est court et n'atteint pas le sternite 5. Il peut aussi se produire que les fossettes sous-abdominales, qui viennent pourtant en coïncidence avec les crochets sternaux, soient trop rudimentaires pour permettre un véritable accrochage : *Thia residua* et, même à certains égards, plusieurs genres de Gecarcinidae (*Gecarcinus, Epigrapsus*).

Nous examinerons tout d'abord la disposition chez les Crabes à orifices mâles coxaux, dits péditrèmes, considérés généralement comme des Brachyoures anormaux (*pro parte*, les Brachygastres anormaux de Duvernoy ou Brachyures Notopodes de Latreille ou Anomoures de la famille des Aptérures de H. Milne Edwards), souvent exclus des Brachyoures *sensu stricto* ou bien alors placés parmi les Brachyoures les plus primitifs. Chez certains, il n'existe pas de dispositif de maintien de l'abdomen, celui-ci n'étant que partiellement reployé. Chez d'autres, à pléon complètement rabattu, la rétention de l'abdomen est, au contraire, assurée par des dispositifs complexes, parfois multiples. Un tableau (tabl. 4) récapitule les divers cas rencontrés chez les formes péditrèmes.

Nous examinerons ensuite les « Crabes vrais » ou Crabes sternitrèmes : les divers modes de fixation de l'abdomen au plastron sont beaucoup plus variés que ne l'ont vu les carcinologistes : nous avons dénombré douze cas, y compris celui d'un appareil facultatif ou absent, que l'on peut considérer comme ayant disparu au cours de l'évolution. Le tableau 5 récapitule tous les types rencontrés chez les sternitrèmes.

Dans la fin de ce chapitre, nous étudierons l'appareil d'accrochage de l'abdomen au cours de la croissance de l'individu, la disposition chez la femelle impubère, puis pubère (disparition de l'appareil d'accrochage à la mue de puberté ; formation dans certains groupes d'une cavité incubatrice). Qu'il s'agisse de femelles mais aussi de mâles, il est utile de savoir si l'on a affaire à un animal prépubéral ou postpubéral ; l'accrochage est sans doute plus fort chez le Crustacé prépubéral, à ce stade l'abdomen adhérant souvent à la paroi sternale. Un phénomène, pratiquement jamais signalé, est le décrochage de l'abdomen chez les mâles de grande taille, appartenant à divers groupes, le dispositif devenant vestigial après une mue (ou, peut-être, après plusieurs mues successives) : il se produit donc, mais *plus tardivement*, exactement ce qui se passe chez les femelles à la mue de puberté.

La dernière partie de ce chapitre sera consacrée aux rainures et « tranchées » qui, chez certains Crabes, creusent le plastron et abritent les pléopodes sexuels en dehors de la cavité sterno-abdominale « normale ».

II. BRACHYOURES *S.L.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Dromiacea

Les Dromiidae présentent plusieurs types de dispositifs de rétention de l'abdomen, bien plus variés que ne l'indique la littérature carcinologique. Les Dynomenidae, à propos desquels nous n'avons

Source : MNHN, Paris

nulle part trouvé mention d'un appareil de rétention, possèdent un système tout à fait particulier, semble-t-il, non fonctionnel chez l'adulte.

Dromiidae (modalités variées des dispositifs de rétention de l'abdomen)

Le genre *Dromia* Weber, qu'il conviendrait de réviser complètement car il est hétérogène, contient plus d'une dizaine d'espèces n'ayant pas toutes le même système d'accrochage de l'abdomen.

Dromia personata (Linné) possède, entre ses péréiopodes peu écartés, un sternum thoracique assez étroit. Les sternites sont soudés, sans traces apparentes de suture, tout au moins chez le mâle ; les épisternites forment des pointes latérales entre p1 — p2 et p2 — p3. L'abdomen mâle, dont tous les segments s'articulent librement et dont les deux premiers occupent une position dorsale, est bien développé : en adduction, il recouvre non seulement le sternum thoracique dans toute sa largeur mais aussi la base des coxae des péréiopodes ; en longueur, il ne laisse à découvert que la partie antérieure du plastron, en forme de lame mince. Il n'y a pas de véritable cavité abdominale, seulement une coaptation des bords de l'abdomen avec la face interne des coxae ; le telson repose dans une zone excavée. Les plaquettes triangulaires, qui représentent les rudiments des uropodes (pléopodes vestigiaux), placés latéralement entre le sixième segment abdominal et le telson, vont se placer en avant de deux éminences symétriques, dentelées, situées sur les coxae de p2. Cette paire de saillies agit comme une butée, et l'ensemble constitue un appareil de rétention qui maintient solidement l'abdomen.

Nous connaissons mal la disposition chez la femelle impubère, mais il semble que, très tôt, la saillie de rétention disparaisse complètement.

Chez une autre espèce de *Dromia*, *D. dehaani* Rathbun, le système de rétention de l'abdomen est plus complexe (pl. 21, fig. 1-3). L'abdomen, très allongé, s'étend jusqu'à la pointe antérieure du plastron et se coapte étroitement avec la face interne des coxae des péréiopodes. Il existe deux paires de saillies coxales de rétention : une saillie sur la coxa du chélipède, à laquelle correspond une concavité du telson ; une autre paire de saillies sur la coxa de p2, sur laquelle se moule une paire de fossettes creusant profondément la tranche de l'abdomen, juste sous l'uropode, au niveau du sixième segment. En plus, sur le sternum, dans la partie épisternale qui s'engage entre p2 et p3, se trouve une large saillie tuberculée, contribuant certainement à fixer plus fermement l'abdomen. Chez cette espèce, les uropodes jouent, semble-t-il, un rôle bien moindre que chez *D. personata*.

Dans le genre *Sternodromia* Forest (1974, p. 100, 102, pl. 8, fig. 2, 4), l'abdomen mâle s'encastre profondément entre les coxae de p1 à p4. L'appareil de rétention est différent. Les saillies dentelées situées à la face interne des coxae (très renflées) de p2 empêchent l'abdomen de se soulever, une fois que l'étroit telson est engagé en avant de celles-ci. Le bord du sixième segment abdominal est échancré au niveau des saillies coxales ; par ailleurs, les uropodes ainsi que les angles latéro-postérieurs du telson sont redressés vers le haut : l'ensemble de ces coaptations constitue un système de rétention très efficace.

Dans le genre *Dromidiopsis* Borradaile, plus précisément chez *D. excavata* (Stimpson), s'ébauche une cavité sterno-abdominale : le plastron sternal possède un fond plat et, de part et d'autre, la face interne des coxae des péréiopodes forme une muraille presque perpendiculaire. L'abdomen mâle, qui est long et couvre le plastron jusqu'à son extrémité antérieure, s'encastre dans cette gouttière encaissée. Les uropodes, extrêmement réduits, ne participent pas au maintien de l'abdomen : la base du sixième segment abdominal coulisse sous deux petites saillies situées à la face interne des coxae de p2. Ici, c'est par une sorte de dispositif à glissières qu'est maintenu l'abdomen.

Chez *Cryptodromia tumida* (Stimpson), où l'abdomen mâle est relativement court, le système de rétention est du même type que chez *Dromia personata* : une grosse saillie arrondie à la face interne de la coxa de p2 sert de butée à l'uropode très développé, de forme presque quadratique, qui se projette juste en avant.

Chez *Hemisphaerodromia abellana* Barnard (pl. 21, fig. 7), la saillie de la coxa de p2, à laquelle correspond une concavité du sixième segment abdominal, est encadrée en avant par l'uropode et en arrière par le cinquième segment, qui est extrêmement dilaté.

Chez *Dromidia antillensis* Stimpson (pl. 21, fig. 6), à abdomen couvrant toute la longueur du plastron sternal, les uropodes grêles et situés très antérieurement, au niveau des chélipèdes, n'interviennent pas dans la rétention de l'abdomen. Les saillies pointues, à la face interne des coxae de p2, servent d'organe de rétention, car elles se placent juste au niveau où l'abdomen se rétrécit fortement entre le cinquième et le sixième segment abdominal. Une disposition similaire, mais apparemment moins efficace, existe chez *Dromidia hirsutissima* (Lamarck).

Chez *Dromidia unidentata* (Rüppell), c'est l'uropode, allongé, qui s'engage en avant d'une crête oblique, très saillante, située à la face interne de la coxa de p2 et agissant comme une butée. L'accrochage est extrêmement ferme. La crête coxale persiste, mais réduite, chez la femelle ayant atteint une assez grande taille.

Source : MNHN, Paris

En bref, les Dromiidae — dont nous n'avons examiné que quelques représentants — offrent plusieurs modalités de maintien de l'abdomen, beaucoup plus variées et complexes que ne l'ont cru Pérez (1929*b*), Hartnoll (1975*a*) et d'autres carcinologistes. Les uropodes jouent parfois un rôle important mais, dans certains cas, ils ne contribuent pas à l'accrochage, notamment quand ils se placent très en avant de la coxa de p2. L'élément principal de rétention se situe toujours sur la coxa de p2, mais une autre saillie peut se trouver sur la coxa de p1 ; il peut y avoir, en outre, une saillie sternale. Ainsi, chez une même espèce, le maintien de l'abdomen est assuré grâce à la modification de deux, parfois trois, régions morphologiques différentes de la face ventrale du Crabe, appartenant à la coxa de p1, à celle de p2, ou au sternum thoracique. Il faudrait réviser l'attribution générique de toutes les espèces (de *Dromia*, *Cryptodromia*, etc,), car il est surprenant qu'un appareil de rétention différent existe à l'intérieur d'un même genre (par exemple, *Dromia personata* — *D. dehaani* ; *Dromidia antillensis* — *D. unidentata*).

La variété des dispositifs mis en œuvre par les Dromiidae pour maintenir l'abdomen contre la paroi sternale nous montre un aspect des voies diverses où se sont engagés les représentants de cette famille. Une autre tendance est manifeste : l'intervention dans un même genre, voire chez une même espèce, de plusieurs différenciations complémentaires. Groupe très ancien, connu depuis l'Éocène, détenteur de caractères plésiomorphes, les Dromiidae sont aussi des Crabes très diversifiés.

En règle générale, chez les Dromiidae, l'appareil de rétention de l'abdomen est coxal, tout comme l'est l'orifice génital femelle.

Dynomenidae (appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille)

Il existe chez les Dynomenidae, tout au moins dans le genre *Dynomene* Latreille *in* Desmarest [1], une particularité qui ne semble pas avoir été remarquée par les carcinologistes. Contrairement à ce qui se passe chez les autres Dromiacés, l'élément de rétention (ou différenciation similaire) ne se trouve plus sur le deuxième péréiopode, plus précisément sur sa coxa, mais est situé sur le plastron sternal. On observe, sur la languette épisternale qui s'engage entre p2 et p3, une éminence au niveau de laquelle se place le vaste uropode.

Nous avons examiné un assez grand nombre de spécimens de *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) [2]. Chez les jeunes mâles jusqu'à 9 mm de large environ, il y a une saillie épisternale aiguë, pointant du côté interne et, de ce fait, touchant presque l'uropode (pl. 21, fig. 8). Nous n'avons pas vu vraiment de cas où les uropodes passent sous les deux saillies, qui constitueraient alors un organe de rétention de l'abdomen. Chez les mâles plus grands (pl. 21, fig. 9), l'abdomen est relativement plus étroit et les uropodes se placent plus en retrait des saillies épisternales, qui sont devenues deux menus granules. L'abdomen glisse à faible distance des deux petits boutons, tout à fait inefficaces. Il faudra vérifier si chez les très petits mâles, chez les juvéniles, l'accrochage est effectif.

Nous avons observé ce même type de disposition chez *Dynomene filholi* Bouvier et *D. praedator* A. Milne Edwards, mais nous ignorons si, comme chez *D. hispida*, il existe une variation entre mâles jeunes et mâles adultes.

Si l'on essaie d'homologuer la disposition dynoménienne à celle des Brachyoures vrais (sternitrèmes) dotés d'un bouton-pression typique, on constate la même localisation du crochet : chez

1. Desmarest (1825, p. 133, note infrapaginale) écrit « Dynomène » pour un genre créé par Latreille ; mais, au bas du V^e^ Tableau « Quatrième Méthode de M. Latreille » (note infrapaginale 1), Desmarest précise : « Enfin il [Latreille] a créé tout récemment, dans la Collection du Muséum, plusieurs genres sous les noms de *Macrophthalmus*, *Dynomene* [...] ». L'appellation générique *Dynomene* doit donc être suivie de : Latreille *in* Desmarest, 1825.

2. Le nom latinisé *hispida* apparaît pour la première fois chez H. Milne Edwards, 1837 (p. 180), les auteurs précédents ayant employé le nom vernaculaire « hispide ». Si l'on applique la règle de rejet des noms vernaculaires, il faut attribuer l'espèce à H. Milne Edwards et non à Desmarest ou à Latreille. D'après J. Forest, qui nous a donné son avis sur cette question, une requête devrait être soumise à la Commission internationale de Nomenclature Zoologique afin que l'espèce *Dynomene hispida* reste attribuée à Desmarest, en suivant ainsi la plupart des carcinologistes.

Source : MNHN, Paris

Dynomene, le crochet, qui se trouve sur un plastron à peine segmenté, dépend du sternite de p2, c'est-à-dire du sternite 5. Bien que chez les *Dynomene* actuelles, l'appareil ait perdu de son efficacité (ce qui reste à prouver car il conviendrait d'examiner des individus juvéniles et de contrôler toutes les espèces), la tendance au dispositif bouton-pression est manifeste. Il sera intéressant de regarder avec soin le plastron sternal des nombreux Dynomenidae fossiles (depuis le Jurassique) et de vérifier si une saillie se trouve sur le sternite 5, entre l'uropode et la coxa de p2.

Chez les Dynomenidae, les péréiopodes sont plus écartés que chez les Dromiidae, le plastron sternal s'élargit, forme un écusson implanté entre les mxp3, acquiert un peu la morphologie qui caractérise les Brachyoures sternitrèmes. Il y a une ébauche de cavité sterno-abdominale. Sur le large abdomen mâle, seul le premier segment est dans le prolongement de la carapace ; le deuxième segment est flanqué d'une paire de pattes réduites en position dorsale : l'abdomen demeure libre et ne se fixe pas (au moins à partir d'une certaine étape de la croissance) à la paroi sternale. Il n'existe aucune coaptation particulière. Chez la femelle s'ébauche une assez vaste cavité incubatrice.

Les Dynomenidae présentent un faciès plus brachyourien que les Dromiidae. On en connaît des représentants depuis le Jurassique (*cf.* Glaessner, 1969, p. R445). Balss (1957, p. 1605) écrit : « xanthidenähnlich », et les paléontologistes Wright et Collins (1972, p. 48, 92-93) supposent que les Xanthidae dérivent d'une partie du stock dynoménien. Sans entrer dans ces considérations, nous noterons que le genre *Dynomene* possède encore des uropodes très développés, que la dernière paire de péréiopodes est réduite, en position dorsale, et, point fondamental, que le système apodémien intersegmentaire est de type dromiacéen.

Homoloidea

Les Homolidae, rangés dans la classification de Balss (1957, p. 1603, 1606) parmi les Dromiacea, en sont ici exclus et élevés au même rang, c'est-à-dire au rang de « tribu » *sensu* Balss ou, plus exactement, de super-famille.

Homolidae (rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce)

Chez les Homolidae, le sternum thoracique forme un assez large plastron, chez le mâle comme chez la femelle ; il est divisé en deux parties par la suture transversale 6/7. Les sternites antérieurs sont presque entièrement fusionnés ; des traces de la métamérie primitive sont seulement visibles latéralement. Chez la femelle, la région qui se trouve au voisinage de la suture 7/8 est modifiée pour former la partie externe de la spermathèque (*cf.* Gordon, 1950, p. 232).

Dans les genres *Homola* Leach (= *Thelxiope* Rafinesque) et *Paromola* Wood-Mason, que nous avons examinés, il existe chez le mâle un assez large abdomen, de forme lancéolée et composé de sept segments, qui se rabat contre la paroi sternale, en empiétant sensiblement sur les coxae des péréiopodes : seuls, le premier segment et la partie proximale du deuxième se trouvent dans le prolongement de la carapace ; le telson s'encastre dans une excavation de l'avant du plastron et pénètre entre les mxp3. Les bords de l'abdomen décrivent des sinuosités et on observe un début de coaptation entre le pléon et le plastron. Il n'y a pas une véritable cavité abdominale de type brachyourien, mais le reploiement de l'abdomen, sans être complet, est très avancé.

En outre, un *triple* dispositif d'accrochage du pléon est présent (pl. 22, fig. 1, 2). Sur le sternite thoracique touchant la coxa du chélipède pointe une saillie denticulée, qui vient s'appliquer sur une fossette creusée dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal et limitée par un fort bourrelet externe. L'accrochage est rendu plus solide par le fait que le sixième segment abdominal offre, postérieurement à la fossette, une concavité qui vient se placer sous une éminence tuberculée et spiniforme de la coxa de p1 : une fois engagé, l'abdomen ne peut plus se soulever. A cette paire de saillies coxales des chélipèdes s'en ajoute une autre, que nous n'avons rencontrée que chez les Homoloidea : la coxa, proéminente, de chaque mxp3 porte, à sa face interne, une spinule qui surplombe la partie terminale effilée du telson et qui « bloque » l'abdomen contre la face sternale.

Source : MNHN, Paris

Chez *Homola* et *Paromola*, les uropodes, absents, n'entrent donc pas en jeu. Le triple appareil de rétention consiste : en une paire de saillies coxales sur p1 ; en une paire de spinules coxales sur mxp3 ; et en une paire de saillies sternales, situées au-dessus de l'insertion des chélipèdes et qui fonctionnent comme un bouton-pression avec la paire de fossettes sous-abdominales. C'est ce deuxième type de disposition, mais au niveau de p2, qui se rencontre chez la plupart des Brachyoures « vrais » : crochet sur le sternite 5, fossette à la face interne du sixième segment de l'abdomen.

Dans le genre *Paromola*, la saillie sternale et la fossette sous-abdominale sont présentes et efficaces chez les jeunes femelles ; ces différenciations semblent persister chez de grands spécimens femelles ayant atteint la mue de puberté, mais le dispositif ne paraît plus être fonctionnel (à vérifier).

Dans son étude des structures concernant la copulation dans le genre *Homola* Leach, Hartnoll (1975*a*, p. 660, fig. 2 A-B) ne mentionne que la paire de saillies sternales correspondant à la paire de fossettes sous-abdominales. Les différenciations coxales de mxp3 et de p1 sont pourtant des facteurs supplémentaires de rétention du pléon non négligeables.

Dans le genre *Homologenus*, plus particulièrement chez *H. rostratus* (A. Milne Edwards), le plastron et l'abdomen sont conformés à peu près comme précédemment (pl. 22, fig. 3). La rétention du pléon est également assurée par un dispositif triple. Une mince proéminence sternale, placée très latéralement, correspond à une fossette creusée dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal. Sur p1, deux fortes saillies coxales s'avancent latéralement vers la ligne médiane, comme à la rencontre l'une de l'autre, et surplombent le telson, intercalé entre les mxp3, empêchant l'abdomen de se soulever ; à la base de la coxa, du côté interne, une spinule « coince » de plus près l'avant-dernier segment. La saillie coxale de mxp3 est peu proéminente mais porte une spinule ; à ce niveau, le telson est très rétréci et se trouve bloqué entre les deux mxp3.

Les saillies coxales persistent chez la femelle ovigère mais sont inefficaces pour maintenir l'abdomen gonflé d'œufs ; une cavité incubatrice se développe.

Chez *Latreillia* Roux, plus précisément chez *L. elegans* Roux et chez *L. valida* de Haan, le sternum thoracique est élargi. L'abdomen mâle, qui ne recouvre pas la base des coxae, laisse à découvert les bords latéraux du plastron (pl. 22, fig. 4). Les deux premiers segments abdominaux sont dans le prolongement de la carapace ; les cinq autres segments du pléon s'appliquent contre la surface sternale et le telson s'implante entre les bases des mxp3. Le dispositif d'accrochage (pl. 22, fig. 5) consiste en une paire de saillies sternales, petites mais pointues, au niveau de la coxa de p1 et en une paire de fossettes correspondantes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. La fixation semble très solide. Par ailleurs, le telson est maintenu entre les coxae des deux mxp3 ; c'est surtout chez la femelle, où le telson est très allongé et pénètre profondément entre les maxillipèdes externes, que la rétention est efficace par l'extrémité de l'abdomen. Chez *Latreillia*, par suite de l'élargissement du sternum thoracique, les coxae se trouvent normalement plus éloignées de l'abdomen que dans les genres précédents ; néanmoins, on peut supposer que les coxae des chélipèdes, appendices des plus mobiles, peuvent, en se rapprochant l'une de l'autre, empêcher l'abdomen de se soulever : il est difficile de savoir s'il y a là un facteur supplémentaire de maintien du pléon. De toute façon, dans ce genre, le mécanisme principal est le système bouton-pression qui ressemble, bien sûr d'assez loin, à celui des Brachyoures vrais (*cf. infra*, n° 5).

Raninoidea ou Gymnopleura (appareil de rétention absent, sauf dans le genre *Lyreidus* de Haan)

Nous n'avons pas examiné tous les genres de Raninidae, mais il semble bien que le genre *Lyreidus* de Haan soit le seul à posséder un dispositif d'accrochage, ainsi que l'a fait remarquer Hartnoll (1975*a*, p. 661, 672). Mais ce que cet auteur n'a pas souligné, c'est que *Lyreidus* est le seul genre qui puisse rabattre son abdomen contre le sternum et, en conséquence, l'y fixer.

La plupart des Raninidae tiennent leur abdomen étendu dans le prolongement de la carapace et ne replient que les segments distaux. L'abdomen est relativement peu développé, disproportionné par rapport au céphalothorax.

Source : MNHN, Paris

Chez *Raninoides* H. Milne Edwards, plus précisément chez *R. laevis* (Latreille) et *R. bouvieri* Capart (*cf.* Monod, 1956, p. 55, fig. 32), les deux premiers segments abdominaux, élargis, ainsi que les deux suivants, un peu plus étroits, sont complètement dorsaux ; le cinquième segment est en partie visible dorsalement : le sixième et le telson, extrêmement réduit, sont à demi reployés. Les pléopodes sexuels 1 et 2 apparaissent complètement à découvert. Chez la *Ranilia atlantica* (Studer) que nous avons examinée, les deux premiers segments abdominaux sont calcifiés ; des suivants, très mous, ne sont reployés que les deux derniers. Chez *Notosceles viaderi* Ward, l'abdomen mâle se rétrécit progressivement de façon tout à fait régulière et forme une lame triangulaire, dont seule l'extrémité n'est pas dans le prolongement du céphalothorax. Chez *Ranina ranina* (Linné), l'abdomen se rabat davantage et un plus grand nombre de segments prennent une position ventrale. Dans le genre *Cyrtorhina* Monod, la courbure de l'abdomen est analogue à celle de *Ranina*. Chez *Cosmonotus* Adams et White, l'abdomen mâle, étroit mais relativement allongé, se reploie entre le troisième et le quatrième segment.

Donc, chez tous ces Raninidae, le telson se place à peu près au niveau des p4 : à cet endroit le plastron est réduit à une portion linéaire. En effet, le sternum thoracique des Raninidae est extrêmement réduit dans sa partie postérieure : il se compose généralement de deux régions principales, qui sont à deux niveaux différents. La partie antérieure, constituée de sternites fusionnés, a la forme d'un plastron, plus ou moins élargi selon les genres, avec un écusson antérieur implanté entre les mxp3 et des expansions se prolongeant entre les périéiopodes. La région postérieure ne se trouve pas dans le même plan, s'abaisse brusquement et se réduit à une bande étroite et d'extension verticale, parfois carénée. Nous renvoyons à l'excellente révision de Bourne (1922) et aux notes de Gordon (1963 ; 1966), où cette disposition très particulière est bien décrite.

Le plastron sternal du genre *Cyrtorhina*, différemment conformé, est tripartite : la partie antérieure est amincie, la partie moyenne élargie, la partie postérieure est linéaire.

Chez les Raninidae, les deux dernières paires de périéiopodes sont dorsales et encadrent les deux premiers segments de l'abdomen. Chez les genres à abdomen à peine reployé, c'est dans cette portion linéaire du sternum, entre les pattes très rapprochées, que se logent les pléopodes. Évidemment, il n'y a pas de cavité sterno-abdominale. Le dimorphisme sexuel est peu développé ; l'abdomen femelle est à peine plus élargi que chez le mâle et ne se rabat pas davantage.

La morphologie spéciale du sternum thoracique des Raninidae a été mise en rapport avec leur mode de vie fouisseur. Ces Crustacés très anciens (des fossiles très nombreux sont connus depuis le Crétacé), que Glaessner (1969, p. R440) considère comme à leur déclin, offrent un mélange de caractères plésiomorphes et de traits qui sont le fait d'animaux extrêmement spécialisés et modifiés. L'extension ventrale des épimères est regardée comme un phénomène adaptatif. Bourne (1922) a bien montré que, chez certains Raninidae, l'accroissement en longueur des sternites postérieurs s'accompagne d'une réduction des dernières paires de périéiopodes, d'un rétrécissement progressif de l'abdomen, d'une diminution dans la taille et dans la fonction des orifices branchiaux postérieurs ; corrélativement, les modifications intéressant p2 et p3 indiquent une utilisation pour la nage. Le système apodémien intersegmentaire, également très modifié, est celui d'animaux éminemment fouisseurs, mais aussi plus ou moins bons nageurs. Gordon (1966, p. 250, fig. 2B, 3B) confirme cette opinion : les habitudes fouisseuses, locomotrices, respiratoires, des Raninidae en font un groupe ne ressemblant à aucun autre, ni aux Crabes fouisseurs du type *Corystes* (Crabe sternitrème) ni aux fouisseurs de type anomourien comme les Hippoidea.

Dans le genre *Lyreidus*, forme fouisseuse par excellence (Bourne, 1922, p. 70), le sternum thoracique est presque tout entier dans le même plan, à part la région tout à fait postérieure. Assez large en avant où il a la forme typique, en écusson, il se rétrécit en arrière de p2 mais garde une certaine largeur jusqu'au niveau de p5. L'abdomen mâle est étroit, plutôt allongé. Les deux premiers segments sont complètement étendus dans le prolongement du corps, le troisième également d'après Bourne (1922, p. 69). Les segments suivants se reploient complètement dans l'anfractuosité sternale, entre les périéiopodes 2-4. Selon Bourne (*ibid.*), le quatrième segment de l'abdomen « constitutes as it were the knuckle of a sharp ventral flexure ». Le sixième segment est long, étroit et ses angles latéro-postérieurs s'avancent sous forme de deux processus saillants, bombés, profondément creusés sur la face ventrale. Ces deux processus représentent en fait deux fossettes, qui, lorsque l'abdomen est reployé sur toute son étendue, se fixent sur deux parties sternales denticulées situées en arrière de p2, dirigées

Source : MNHN, Paris

postérieurement. Le telson se loge entre ces deux avancées. Nous n'avons pas examiné de *Lyreidus* mâle en bon état [1] et nous décrivons cet appareil en nous basant sur deux femelles, toutes deux pubères. Chez une femelle ovigère de 38 × 23 mm de *Lyreidus tridentatus* de Haan (pl. 22, fig. 6, 7), pointes sternales et fossettes abdominales sont parfaitement conformées : les pléopodes épais et la ponte abondante empêchent l'accrochage, mais il est certain que chez le mâle l'abdomen est solidement fixé.

Le genre *Lyreidus* nous montrerait donc une disposition analogue à celle des Brachyoures vrais. Pour l'élément sternal, Hartnoll (1975*a*, p. 661) indique d'abord « sixth thoracic sternite » mais, ensuite (p. 672), se contredit en écrivant « fifth sternite ». Il est en effet difficile de savoir à quel sternite appartiennent les pointes sternales. Nous pensons, quant à nous, qu'elles dépendent du sternite 5, plus précisément de l'épisternite 5. Les fossettes sont situées dans les angles postéro-latéraux du sixième segment comme c'est si souvent le cas chez les Crabes.

Autres Brachyoures péditrèmes

Homolodromiidae (maintien de l'abdomen hypothétique)

Ce petit groupe, composé seulement de deux genres, *Homolodromia* A. Milne Edwards et *Dicranodromia* A. Milne Edwards, présente de nombreux caractères ancestraux. Glaessner (1969, p. R440, R486, fig. 293) pense que *Homolodromia* ressemble aux Crabes les plus anciennement connus et c'est pourquoi il rattache les Homolodromiinae à une famille fossile apparue au Jurassique, les † Prosopidae.

Nous n'avons pu examiner aucun mâle à abdomen complet. Le seul spécimen mâle que nous ayons vu appartient à *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards : seuls, les segments antérieurs de l'abdomen sont présents. De forme particulière, ils se coaptent avec la face interne des coxae correspondantes ; nous ne savons pas si, plus haut, se trouve un dispositif de rétention quelconque. Chez les Homolodromiidae, les uropodes sont extrêmement réduits et intercalés ventralement entre le sixième segment abdominal et le telson : ils sont complètement recouverts et non décelables dans une vue dorsale de l'abdomen. Il est donc peu probable que les uropodes jouent un rôle dans la rétention de l'abdomen, au cas où existerait un tel dispositif. Une caractéristique (à vérifier) de la famille semble être le vaste telson, large et allongé.

Tymolidae (appareil de rétention absent, semble-t-il)

La morphologie des petites espèces, généralement d'eau profonde, que renferment les genres de cette famille, encore fréquemment rattachée aux Dorippidae (*cf.* Balss, 1957, p. 1609 ; Glaessner, 1969, p. R492), demeure assez mal connue.

Gordon (1963) a fait progresser la systématique de ce groupe en attirant l'attention sur l'existence de spermathèques et de sillons sternaux chez les femelles. Les Tymolidae doivent être soustraits des Brachyoures vrais et entrent parmi les Crabes péditrèmes. Ortmann (1892) avait déjà séparé les Dorippinea en deux familles : les Cyclodorippidae, avec *Cyclodorippe* A. Milne Edwards (= *Tymolus* Stimpson), et les Dorippidae, avec, entre autres genres, *Dorippe* Weber et *Ethusa* Roux.

C'est Bouvier (1897) qui confirmera la franche division des Dorippidae en « deux sous-familles fort naturelles qui sont essentiellement caractérisées par la position de l'orifice sexuel femelle [...] » (p. 2). Ainsi sont distingués les Dorippidae *sternitrèmes*, ou Dorippidae, ayant pour type le genre *Dorippe*, dont les orifices sexuels femelles sont situés sur le sternum, et les Dorippidae *péditrèmes*, ou Cyclodorippinae, à orifices sexuels femelles coxaux et incluant les genres *Cyclodorippe* (= *Tymolus*), *Cymopolus* A. Milne Edwards, *Cymonomus* A. Milne Edwards et *Corycodus* A. Milne Edwards.

Ces derniers genres constituent la sous-famille des Tymolinae reconnue par Alcock (1896, p. 135, 136, 273, 274).

1. Depuis ces observations, nous avons pu examiner de très beaux spécimens mâles de *Lyreidus*, provenant des Philippines (Exp. MUSORSTOM 1976). Nous avons constaté l'existence d'un véritable appareil d'accrochage et, aussi, la présence de deux spermathèques, visibles par deux orifices de part et d'autre de la suture longitudinale médiane.

Source : MNHN, Paris

Nous conservons la terminologie de Bouvier et nous l'étendons à toutes les formes, pour indiquer la localisation de l'orifice sexuel femelle. Nous franchissons un pas supplémentaire en séparant complètement des Dorippidae typiques (*Dorippe*, *Ethusa*) les petits genres à orifices coxaux, c'est-à-dire péditrèmes, et adoptons les vues de Gordon. Glaessner (1969, p. R440) a certainement raison lorsqu'il considère comme une « classification horizontale » la séparation, fondée sur un caractère manifestement primitif, des Crabes en péditrèmes et sternitrèmes. Mais l'élimination des Tymolinae, leur classement loin des Dorippidae, est étayée par d'autres caractères (spermathèques indépendantes, sillons sternaux, etc.) ; pour nous, ces Crustacés n'ont rien à voir ni avec les Dorippidae, ni avec les Oxystomata (*sensu* Balss). Il serait temps que les carcinologistes envisagent la « primitive peditreme condition » et l' « advanced sternitreme condition », selon la formulation de Glaessner (1969, *ibid.*).

Tableau 4. L'appareil de rétention de l'abdomen chez les Brachyoures péditrèmes

Dromiacea : abdomen retenu par divers systèmes de rétention (simple, double, voire triple, chez une même espèce) faisant intervenir ou non les uropodes.

Dromiidae : modalités variées des dispositifs de rétention.

Dromia personata : deux paires de saillies coxales de rétention (saillie coxale de p1, à laquelle correspond une concavité du telson ; saillie coxale de p2, sur laquelle se moule une paire de fossettes creusant la tranche de l'abdomen), plus une paire de saillies épisternales correspondant à une zone en creux sous l'abdomen).

Sternodromia : une paire de saillies coxales (p2) empêchant l'abdomen de se soulever.

Dromidiopsis : abdomen retenu par une sorte de dispositif à glissières (notamment, une paire de saillies coxales dépendant de p2).

Cryptodromia : comme chez *Dromia personata*.

Hemisphaerodromia : une paire de saillies coxales (p2) auxquelles correspondent les bords concaves du telson et encadrées, en avant, par les uropodes, et, en arrière, par le cinquième segment abdominal très dilaté.

Dromidia antillensis, *D. hirsutissima* : une paire de saillies sternales (p2) auxquelles correspond un rétrécissement de l'abdomen.

Dromidia unidentata : une paire de saillies coxales (p2) servant de butée aux uropodes qui viennent se placer en avant.

Dynomenidae : appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille.

Homoloidea

Homolidae : rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce.

Homola, *Paromola* : triple appareil de rétention (saillie coxale de p1, saillie coxale de mxp3, plus une saillie épisternale faisant partie d'un dispositif bouton-pression).

Latreillia : une paire de saillies sternales sur p1 et telson implanté entre les mxp3.

Raninoidea ou Gymnopleura : appareil de rétention absent, sauf dans le genre *Lyreidus* où deux pointes sternales s'engagent dans deux fossettes du sixième segment abdominal.

Autres péritrèmes

Homolodromiidae : maintien de l'abdomen hypothétique.

Tymolinae : appareil de rétention, semble-t-il, absent.

Le sternum thoracique des Tymolidae ressemble, partiellement, à celui d'un Brachyoure vrai : il est assez élargi (tout au moins en avant de p3) ; en arrière, tout l'espace entre les coxae est rempli par l'abdomen mâle. La surface du plastron est plane, sauf dans la partie postérieure qui s'infléchit

Source : MNHN, Paris

brusquement ; un écusson antérieur s'implante entre les mxp3. La métamérie est conservée en grande partie, c'est-à-dire sur les côtés, et le sternum est plus brachyourien que dans les groupes précédents. Les deux derniers péréiopodes sont complétement dorsaux, tout comme les segments abdominaux les plus antérieurs.

C'est seulement la partie postérieure de l'abdomen qui est reployée. Chez le mâle, il existe une très courte cavité sterno-abdominale, tout à fait postérieure, correspondant à la courbure thoracique, et qui contraste avec le reste du plastron par sa surface lisse ; elle est remplie par les pléopodes sexuels, courts et trapus.

Nous n'avons observé aucun appareil spécial de rétention chez *Cymonomus granulatus* (Norman) : les bords de l'abdomen sont seulement en parfaite correspondance avec la lisière de la cavité sternale. Chez *Cymopolus asper* A. Milne Edwards, la disposition sternum — abdomen est sensiblement la même : la cavité sternale et, parallélement, l'abdomen mâle sont plus allongés et nous ne remarquons aucun dispositif de rétention, seulement une concordance entre les bords de la cavité et ceux de l'abdomen ; ce dernier s'encastre assez profondément dans la cavité ; la surface lisse de cette dernière se distingue très nettement des ornements épineux du plastron et de l'abdomen. L'abdomen est simplement rabattu mais, semble-t-il, non fermement fixé.

III. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Les Crabes sternitrémes, chez lesquels les ovíductes débouchent dans les vulves sternales, montrent divers types de coaptations résultant du reploiement de l'abdomen contre le sternum thoracique. Certains Crabes, que l'on peut considérer comme primitifs, sont à la fois dépourvus de cavité sterno-abdominale et d'appareil d'accrochage. Quelques formes également primitives acquiérent une cavité abdominale, plus ou moins excavée ou délimitée, et possèdent un dispositif d'accrochage, toutefois non fonctionnel par suite de la non-coïncidence des deux éléments correspondants. Chez la majorité des Crabes, qu'ils soient marins ou terrestres, marcheurs ou fouisseurs, etc., le système d'accrochage est un bouton-pression, à savoir : crochet sur le cinquième sternite et fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal. C'est cette disposition, la plus répandue chez les Brachyoures, que nous qualifierons de typique. Mais il existe d'autres possibilités de fixation de l'abdomen ou de maintien de celui-ci contre la paroi sternale. S'il n'y a pas multiplicité des solutions fondamentales, le nombre des dispositifs est assez grand. Par ailleurs, des Crabes considérés comme évolués ne possèdent pas d'appareil d'accrochage spécial ; l'abdomen est seulement coapté, plus ou moins étroitement, avec l'excavation sternale destinée à le contenir.

Nous allons étudier ces diverses modalités d'abord dans l'ordre de leur téléonomie croissante. Cet ordre correspond sans doute partiellement à l'ordre d'évolution progressive, mais il ne faut pas le considérer nécessairement comme celui des diverses étapes de la phylogenèse de l'appareil en question. Il peut y avoir eu réduction, élimination, du dispositif pair. Certaines formes évoluées, que nous étudions à la fin de cette partie, n'ont pas de dispositif d'accrochage visible extérieurement ; néanmoins, l'abdomen est maintenu reployé, en contact étroit avec le sternum.

La mise en place de structures morphologiques autres que le système-bouton-pression est l'indication de plusieurs voies évolutives, de tentatives diverses, pour assurer le maintien de l'abdomen.

En premier lieu, en assistant à la formation de la cavité sterno-abdominale, nous suivrons le perfectionnement des structures caractérisées par l'apparition d'un bouton-pression. Ensuite, nous décrirons les autres modalités d'ajustement et de fixation de l'abdomen.

A la fin de l'analyse des diverses « solutions » rencontrées chez les Brachyoures sternitrèmes, un tableau récapitulatif (tabl. 5) est dressé.

Source : MNHN, Paris

1. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ABSENTE ET PAS DE DISPOSITIF D'ACCROCHAGE*

Chez des Crabes qui ont conservé plusieurs caractères plésiomorphes, la paroi sternale n'est creusée d'aucune cavité spéciale et le plastron apparaît à peu près horizontal. Dans ce cas, l'abdomen est le plus souvent très court, avec les segments proximaux en position dorsale. L'extrémité du telson ne remonte pas suffisamment en avant sur le plastron pour recouvrir les sutures antérieures. Une des conséquences les plus directes de la brièveté de l'abdomen est l'absence d'appareil d'accrochage.

Le fait que le système bouton-pression fasse défaut s'explique aisément : en effet, l'avant-dernier segment abdominal, normalement porteur des fossettes, n'atteint pas le sternite 5 sur lequel, habituellement, les crochets font saillie.

En définitive, l'absence de cavité sterno-abdominale s'accompagne d'un abdomen court qui ne se fixe pas à la paroi sternale. Néanmoins, la formation d'une cavité sterno-abdominale véritable n'est pas nécessaire pour qu'apparaisse un système d'accrochage, ainsi que nous le montrera le cas n° 3 (*Nautilocorystes* ; *cf. infra*).

Genre *Corystes* Latreille (pl. 9, fig. 1)

L'étroit plastron sternal offre une surface presque plane. Il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale, seulement une faible excavation, garnie de soies, qui reçoit les deux gros pléopodes mâles. L'abdomen forme une lame large et courte, assez peu différente chez le mâle et la femelle, et empiète sur les coxae de p4 et p5. Les deux premiers segments abdominaux sont tout à fait dorsaux et le telson dépasse tout juste le sternite 6. L'appareil d'accrochage est absent chez les mâles de toute taille, chez la femelle impubère et, évidemment, chez la femelle pubère. Lorsque le pléon est rabattu, le sternite 5 est topographiquement très éloigné de l'avant-dernier segment abdominal.

Les premiers pléopodes sexuels mâles, qui sont trapus et torsadés, ont à peu près la longueur de l'abdomen : leur extrémité est à peine protégée, car une portion apicale sétifère apparaît à découvert de part et d'autre du sixième segment abdominal. Le pléon n'adhérant pas à la paroi sternale, les appendices sexuels sont mal abrités ; la calcification de leur tégument et la cuticule cornée qui entoure l'apex sont certainement des éléments de protection. Une protection paraît d'autant plus nécessaire que les *Corystes* s'enfouissent dans le sable.

Chez la femelle (pl. 25, fig. 4, 5), il n'y a pas, non plus, de cavité sterno-abdominale et l'abdomen, qui reste court, ne recouvre pas les vulves.

Genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B)

Comme chez *Corystes* (pl. 9, fig. 1), il n'y a pas de cavité sterno-abdominale délimitée : le sternum thoracique (fig. 20B), relativement étroit et doté d'un écusson antérieur très prononcé, offre deux pans déclives, parcourus longitudinalement par une ligne médiane profonde, interrompue par endroits. L'abdomen mâle est court, les deux premiers segments étant en position dorsale et son extrémité distale atteignant tout juste le sternite 6. Les sutures 4/5 et 5/6 passent très en avant du telson. Le dimorphisme est faible entre abdomen mâle et abdomen femelle. En raison de cette brièveté du pléon, les vulves sont laissées à découvert (pl. 25, fig. 6).

Chez *Pseudocorystes*, il n'y a pas d'appareil d'accrochage de l'abdomen : ni crochets sternaux, ni fossettes sous-abdominales. L'avant-dernier segment de l'abdomen mâle se trouve très éloigné du sternite 5, sternite habituellement porteur des crochets. L'abdomen demeure donc libre. Les pléopodes sexuels, moins trapus et moins calcifiés que chez *Corystes*, se situent dans une zone abondamment garnie de soies et sont recouverts par l'abdomen sur toute leur étendue.

Source : MNHN, Paris

2. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE MAIS PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE; AUCUNE COAPTATION SPÉCIALE STERNUM-ABDOMEN*

Genre *Orithyia* Fabricius (pl. 14, fig. 7)

Dans ce genre, composant à lui seul la sous-famille des Oriithyinae attribuée aux Oxystomata (*cf.* Balss, 1957, p. 1611), le plastron est largement ovalaire et les sutures sternales sont toutes incomplètes. Chez aucun des deux grands spécimens mâles examinés, nous n'observons de crochets sur le sternite thoracique 5. La cavité sterno-abdominale est notablement excavée mais, comme l'abdomen manque sur notre matériel, nous ignorons comment celui-ci repose sur le sternum. Nous supposons que l'abdomen mâle est court et n'atteint pas le sternite 5 : en effet, une femelle pubère de 64 × 60 mm (pl. 14, fig. 9), malheureusement à l'état sec, nous montre un abdomen large, très peu étendu, avec un telson qui semble ne même pas parvenir à la suture 6/7. Si notre hypothèse est exacte, c'est la brièveté de l'abdomen qui entraîne l'absence d'appareil d'accrochage, tout comme chez les Crabes de la catégorie précédente, *Corystes* et *Pseudocorystes*.

Dans le genre *Orithyia*, cette même brièveté de l'abdomen, dont les deux premiers segments sont en position dorsale, fait que, chez la femelle, les vulves restent à découvert.

3. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PEU PRONONCÉE; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, DU TYPE BOUTON-PRESSION, MAIS NON FONCTIONNEL*

Genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C)

Il n'y a pas, non plus, de véritable cavité abdominale : le plastron est déprimé en son milieu, profondément sillonné par une ligne longitudinale accusée qui correspond intérieurement à une plaque médiane très développée sur les sternites 6 à 8 (pl. 11, fig. 3). L'abdomen est très court : l'extrémité du telson passe en retrait de la suture 5/6. Les deux crochets sternaux, extrêmement aigus, pourtant situés dans la partie la plus postérieure du sternite 5, en fait presque sur la suture 5/6 et dirigés vers l'arrière, ne peuvent pas se coapter avec les angles latéro-postérieurs de l'avant-dernier segment abdominal, car ces derniers sont trop éloignés. C'est du moins ce que nous avons constaté chez les deux grands exemplaires mâles que nous avons examinés (30 et 39,5 mm de long), ainsi que chez un juvénile de 12 mm de long. Un seul individu, malheureusement à l'état sec, nous montre les pléopodes *in situ* : les premiers appendices sexuels, très allongés, nous paraissent dépasser de l'abdomen (pl. 23, fig. 5). Cette non-protection de l'apex des pléopodes est-elle un accident, un cas normal, ou est-ce la règle dans le genre ? Étant donné le décalage entre les crochets sternaux et les fossettes abdominales, une disproportion pléopodes-abdomen mâle ne serait pas invraisemblable. Une confirmation est toutefois nécessaire.

4. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION PRÉSENT MAIS NON FONCTIONNEL*

a) Non-coïncidence des deux éléments sternal et abdominal

Chez certains Crabes mâles adultes qui possèdent une véritable cavité sterno-abdominale mais un abdomen encore court, on observe un décalage entre la position du crochet sternal et celle de la fos-

Source : MNHN, Paris

sette abdominale. L'appareil ne peut pas fonctionner s'il n'y a pas eu une évolution morphologique coordonnée qui puisse assurer la correspondance des deux parties distinctes impliquées dans la coaptation.

Genre *Bellia* H. Milne Edwards (fig. 39A-C)

Chez ce Crabe fouisseur, qui appartient à une superfamille spéciale, les Bellioidea (*cf.* Guinot, 1976), à plastron sternal assez large, l'abdomen mâle consiste en une lame triangulaire, très élargie à la base, et assez courte puisqu'elle atteint tout juste la suture 5/6. Les segments 3-4-5 sont fusionnés, avec des sutures néanmoins apparentes. La cavité sterno-abdominale est peu profonde et n'est pas délimitée en avant : elle se prolonge, sous forme d'une dépression, au-delà des chélipèdes. Du fait de la brièveté de l'abdomen, les sutures 4/5 passent bien en avant du telson. Un appareil d'accrochage est présent, mais les crochets situés à la base du sternite 5 ne peuvent venir coiffer les fossettes du sixième segment abdominal, situé très en retrait. Ce sont pourtant des fossettes délimitées par un fort bourrelet qui creusent les angles latéro-postérieurs, saillants vers l'avant, du segment en question. Il n'y a pas coïncidence puisque — exprimons-le ainsi — l'abdomen est trop court. Nous avions d'abord pensé à un cas anormal (notre spécimen ♂ de *Bellia picta* H. Milne Edwards mesure 50,5 × 45,5 mm), mais une figure de Rathbun (1930, pl. 79, fig. 3) montre la même singularité, à savoir un abdomen court, dont les angles latéro-postérieurs du sixième segment sont décalés par rapport aux crochets parfaitement visibles sur les côtés. Il faudra vérifier la disposition chez des mâles de plus petite taille.

Chez *Bellia*, les pléopodes sexuels ne bénéficient pas d'une protection aussi parfaite que dans le cas d'un abdomen « boutonné » au plastron. Or, il se trouve que les appendices copulateurs ne donnent aucune apparence de fragilité ; ils sont extrêmement courts, trapus, épais, et se terminent par un apex corné, sans ornementation particulière (à l'exception d'une pilosité peu typique).

En revanche, chez les jeunes *Bellia picta* femelles que nous avons examinées (22 × 25 mm et 29 × 25,4 mm), il y a une correspondance parfaite des deux éléments (fig. 39A, B), ce qui peut s'expliquer par le fait que l'abdomen est relativement plus allongé que chez le mâle. Au contraire, chez les femelles ayant accompli leur mue de puberté, la cavité sterno-abdominale s'est considérablement élargie, tout comme l'abdomen. Mais la différence du taux de croissance entre les parties sternale et abdominale fait que l'écartement entre les crochets n'est plus égal à celui qui sépare l'emplacement des fossettes : la coïncidence (transversale surtout) ne peut donc plus se réaliser. Ainsi, chez une *Bellia picta* ovigère de 39,5 × 36 mm, à vulves très élargies, l'élément sternal demeure mais s'est transformé en un petit bourrelet doublant intérieurement la ligne de suture 5/6 (fig. 39C).

On remarquera que, dans ce même genre *Bellia*, les vulves sont externes par rapport à l'abdomen (fig. 39A, 39B), en permanence ou tout au moins tant que l'abdomen n'a pas acquis sa plus grande largeur (à vérifier sur un matériel de toutes tailles).

Chez les autres genres de Bellioidea, *Corystoides* Lucas, *Acanthocyclus* Lucas et *Heterozius* A. Milne Edwards (*cf.* Guinot, 1976) le dispositif d'accrochage est « normal », c'est-à-dire : crochets situés sur le sternite 5, à peu de distance de la suture 5/6, et localisés dans la cavité qui reçoit l'abdomen ; fossettes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez ces trois genres, la disposition femelle (fig. 39D-F) est typique : tant que la cavité sterno-abdominale est bien individualisée, avec un bord net la délimitant, l'appareil d'accrochage existe et est fonctionnel. Lorsque la cavité abdominale s'élargit, jusqu'à devenir représentée par la totalité du plastron, et que se développent les pléopodes ovifères, il y a disparition des crochets ainsi que des fossettes correspondantes.

Parmi les Bellioidea, seul le genre *Bellia* montre une disposition en quelque sorte aberrante. L'abdomen mâle ne remplit pas la cavité sterno-abdominale. On peut imaginer un raccourcissement disproportionné de l'abdomen, ce qui expliquerait au moins l'une des deux anomalies rencontrées chez ce Crabe : la non-coaptation des éléments de l'appareil d'accrochage, pourtant parfaitement développés. *Bellia* est certainement un genre archaïque, très spécialisé par suite d'habitudes fouisseuses (notamment antennules formant par leur rapprochement un tube inhalant). La disposition de son abdomen, l'absence de coordination entre crochets et fossettes, ainsi que les vulves « extérieures » à l'abdomen, voilà quelques caractéristiques exceptionnelles de ce Brachyoure.

Source : MNHN, Paris

GENRE *Peltarion* JACQUINOT (fig. 20D)

Chez ce genre, curieux à maints égards, une cavité sterno-abdominale est apparue mais elle ne contient pas en entier l'abdomen, mâle aussi bien que femelle, lequel demeure court. En effet, le telson empiète tout juste sur le sternite 5, tandis que l'extrémité antérieure de la cavité repose sur le sternite 4 : il n'y a donc pas parfaite correspondance, du moins en avant, entre l'abdomen et la cavité destinée à le recevoir. Un dispositif d'accrochage est présent mais il ne peut fonctionner ; il s'en faut pourtant de peu pour que les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, exceptionnellement proéminents et dirigés vers l'avant, viennent coiffer les crochets sternaux, placés très bas, pratiquement sur la suture 5/6. La forme de l'avant-dernier segment abdominal, avec ses deux expansions latérales, montre une évidente tendance à l'accrochage. Pour s'exprimer en termes finalistes, tout se passe comme si chacune des deux parties s'avançait au maximum pour atteindre l'autre. Cette disposition se rencontre chez les nombreux exemplaires, de tailles variées, que nous avons examinés.

Quant au caractère envisagé ici, le genre *Peltarion* se trouve à un stade plus avancé que les précédents, notamment que *Nautilocorystes* (fig. 20C) ; chez *Peltarion*, une cavité sterno-abdominale s'est réalisée et le décalage crochets sternaux-fossettes abdominales est faible. La disposition des sutures antérieures, nettement discontinues, indique un état moins primitif que chez *Nautilocorystes*. Néanmoins, les deux premiers segments abdominaux de *Peltarion* se trouvent en position tout à fait dorsale ; la coaptation cavité sterno-abdominale et abdomen n'est pas parfaite.

b) FOSSETTES ABDOMINALES RUDIMENTAIRES, VOIRE ABSENTES

GENRE *Thia*[1] LEACH (*pro parte*)

Le plastron est si étroit qu'il se trouve recouvert en entier (sauf les épisternites) par l'abdomen. Il y a une véritable cavité sterno-abdominale, de forme triangulaire, qui atteint presque la suture 4/5. L'abdomen se trouve coincé entre les coxae des pattes ambulatoires et paraît bien coapté avec la cavité.

Chez *Thia residua* (Herbst) (fig. 20A), l'appareil d'accrochage est représenté par deux crochets puissants, à la limite de la suture 5/6 ; mais les fossettes correspondantes sur la mince lame abdominale ne rencontrent pas une épaisseur suffisante pour être vraiment efficaces. En fait, les fossettes nous paraissent à leur état le plus rudimentaire. Nous ne pensons pas que, chez cette espèce, le dispositif soit fonctionnel. Du reste, aucun des nombreux individus que nous avons examinés n'avait son abdomen « boutonné » au plastron. L'abdomen est toutefois tenu en place, car la pointe du telson s'encastre parfaitement dans une partie excavée du sternite 5 ; chez certains spécimens, à ce niveau se creuse même une sorte de rainure, limitée par des crêtes sur lesquelles reposent les bords du dernier segment abdominal.

En revanche, chez une autre espèce, *Thia polita* Leach, dont l'abdomen est plus épais, des fossettes sont creusées à la face intérieure de l'avant-dernier segment abdominal et l'accrochage peut s'effectuer (voir n° 5).

La nature primitive du genre *Thia* est notamment attestée par le plastron sternal extrêmement étroit et allongé, pourvu d'épisternites délimités, ainsi que par les sutures thoraciques continues. Néanmoins, une cavité sterno-abdominale creuse la paroi sternale, se coapte avec le pléon, et un appareil d'accrochage, du type bouton-pression, est présent, au moins partiellement. Ce genre constitue un cas intéressant, puisqu'il comporte une espèce (au moins) où les fossettes sont trop rudimentaires pour être utiles, et une espèce (au moins) où l'appareil est formé dans sa double différenciation et parfaitement fonctionnel.

1. Voir la note infrapaginale p. 83.

Source : MNHN, Paris

GECARCINIDAE (*pro parte*)

Certains Gecarcinidae (*Gecarcinus*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea*), qui sont pourvus de crochets sternaux mais ne possèdent pas de fossettes sous-abdominales bien formées, pourraient entrer dans cette catégorie n° 4 puisque l'appareil n'est pas fonctionnel (*cf.* pl. 19, fig. 11 ; pl. 23, fig. 10). Toutefois, comme chez les autres Gecarcinidae (*Cardisoma*, *Ucides*) il n'y a pas de différenciations sternales, nous préférons ranger les « Crabes terrestres » dans la catégorie n° 11 où sont classés les Brachyoures à dispositif facultatif ou disparu.

5. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE; APPAREIL D'ACCROCHAGE, DU TYPE BOUTON-PRESSION, FONCTIONNEL*

Chez tous les Crabes, à l'exception de ceux mentionnés ci-dessus et de quelques cas étudiés plus loin, la cavité sterno-abdominale est bien excavée, avec ses bords plus ou moins étroitement coaptés avec le pléon. L'appareil d'accrochage est du type bouton-pression et fonctionne parfaitement : il se compose typiquement d'un crochet saillant sur le sternite thoracique 5 et d'une fossette à la face interne du sixième segment abdominal.

Nous passerons en revue les grands groupes de Crabes en citant seulement quelques exemples. Nous commencerons par les Crabes primitifs, à sutures sternales complètes, et passerons ensuite aux Crabes à sutures discontinues.

L'étude de l'appareil d'accrochage, jointe à celle d'autres caractères, permet des rapprochements nouveaux.

GENRE *Thia* LEACH (*pro parte* : *Thia polita* LEACH, *cf. supra*, n° 4)

GENRE *Atelecyclus* LEACH (pl. 9, fig. 4, 5)

Sur l'étroit plastron, la cavité sterno-abdominale, modérément excavée, est coaptée par ses bords avec l'abdomen et se prolonge en avant par une rainure dans laquelle s'engage la pointe du telson. L'appareil d'accrochage est fonctionnel : crochets relativement développés, fossettes sous-abdominales bien creusées.

Chez les femelles pubères, reconnaissables à leurs vulves largement ouvertes, il subsiste un vestige de l'appareil d'accrochage, à savoir deux faibles crochets arrondis à la base du sternite 5 et peu éloignés des orifices génitaux qui s'ouvrent au sommet du sternite 6.

GENRES *Kraussia* DANA (fig. 22A) ET *Parazanthus* LUCAS (fig. 22B)

Nous décelons entre ces deux genres de nombreuses affinités, non reconnues par les carcinologistes antérieurs. Parmi les traits communs : la cavité sterno-abdominale profonde, atteignant tout juste la suture 4/5 (continue) et que remplit complètement l'étroit abdomen ; l'appareil d'accrochage fonctionnel, composé d'un crochet placé très latéralement et très bas, tout près de la suture 5/6, ainsi que d'une fossette sous-abdominale bien formée. Par ailleurs, l'abdomen se coapte parfaitement avec les bords de la cavité sterno-abdominale.

GENRES *Erimacrus* BENEDICT ET *Telmessus* WHITE

Chez ces deux genres apparentés, la cavité sterno-abdominale est modérément excavée, fermée en avant et normalement coaptée avec l'abdomen. La pointe du telson dépasse tout juste la suture

Source : MNHN, Paris

4/5. L'appareil d'accrochage est parfaitement fonctionnel, avec un crochet situé très bas sur le sternite 5, presque sur la suture 5/6.

Chez la femelle (pl. 25, fig. 1-3), l'abdomen est plus élargi que chez le mâle, mais il reste étroit dans les derniers segments qui laissent à découvert une grande partie du sternite 6. De ce fait, les vulves qui s'ouvrent sur le sternite 6 ont la particularité d'être externes à la cavité sterno-abdominale. Les femelles pubères conservent un crochet vestigial, sous forme d'une faible excroissance ; la partie correspondante de l'abdomen, où se trouve normalement la fossette, se place presque en face, ou pas très loin, mais il n'y a pas d'accrochage.

Genre *Trachycarcinus* Faxon

La cavité sterno-abdominale est assez élargie. Les crochets sternaux, à peu près à mi-hauteur sur le sternite 5, sont situés très latéralement, juste à la lisière de la cavité, mais viennent en parfaite coïncidence avec les fossettes placées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, lui-même élargi. Le boutonnage est tout à fait efficace.

Cancridae

Les représentants de cette famille possèdent un appareil d'accrochage du type bouton-pression. Celui-ci fonctionne efficacement dans le genre *Cancer* Linné (pl. 9, fig. 7), chez lequel la métamérie primitive est conservée sur le plastron (sutures 4/5 à 7/8 continues).

Portunidae

Chez les Portunidae, les sutures thoraciques 4/5, 5/6 et 6/7 sont interrompues médialement, par exemple chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 1, 2), *Portunus* Weber, *Ovalipes* Rathbun, *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), *Podophthalmus* Lamarck (pl. 13, fig. 7), etc. Le système d'accrochage est un système bouton-pression typique.

Nous étudierons plus en détail le cas du genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 8), caractérisé par une cavité sterno-abdominale très large à la base mais extrêmement étroite à partir du sternite 7 et se terminant, sur le sternite 4. L'abdomen, avec son telson pointu, présente la même conformation que la cavité mais il ne remplit pas toujours complètement l'extrémité de celle-ci, au point que, chez certaines espèces à pléopodes sexuels allongés, l'apex de ces appendices n'est pas recouvert par l'abdomen et que leur dépassement devient visible. Les crochets, saillant non loin de la suture 5/6 et resserrés dans l'étroite rainure sterno-abdominale, s'accrochent aux deux fossettes creusées ventralement dans les angles latéro-postérieurs de l'avant-dernier segment abdominal, extrêmement allongé. La coaptation cavité-abdomen est parfaite. L'appareil d'accrochage offre sensiblement la même disposition chez toutes les espèces du genre *Callinectes* (*cf.* Williams, 1974*a*, fig. 18, 19).

Chez les femelles, l'appareil d'accrochage persiste à peu près tel quel, tant que l'abdomen demeure triangulaire, donc peu modifié : ainsi, chez une femelle de *Callinectes sapidus* Rathbun de 107 mm de large, le dispositif est encore fonctionnel (pl. 24, fig. 1, 2). Lorsque l'abdomen s'élargit, au point d'occuper la plus grande largeur du plastron et lorsque n'existe plus de coaptation avec la cavité sternale, crochets et fossettes disparaissent. Il est cependant certainement des cas de femelles pubères où persiste un vestige du crochet sur le sternite 5, comme nous l'avons vu chez de nombreux Crabes.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson, la mue de puberté serait la dernière et, chez les animaux impubères, l'abdomen adhère à la paroi sternale comme cela existe chez les Leucosiidae.

Majidae

L'appareil d'accrochage, du type bouton-pression, est bien fonctionnel. Les crochets sont parfois très distants l'un de l'autre dans la vaste cavité sterno-abdominale, mais l'écart est tout aussi

Source : MNHN, Paris

grand entre les deux fossettes, situées à la face inférieure d'un large sixième segment abdominal. La coaptation se réalise donc parfaitement : cf. *Maja* Lamarck (pl. 16, fig. 1, 2), *Pisa* Leach (pl. 16, fig. 4), *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 8).

Dans le genre *Leurocyclus* Rathbun (= *Salacia* H. Milne Edwards et Lucas) (pl. 16, fig. 5), à cavité sterno-abdominale extrêmement élargie, les crochets se trouvent juste à la limite de celle-ci et de la partie plane du plastron : l'accrochage s'effectue sans difficulté grâce à des fossettes sous-abdominales très écartées.

Dans le genre *Oregonia* Dana, à vaste cavité sterno-abdominale et à pléopodes divergents dans leur partie distale, les crochets sont aussi fort écartés, à mi-hauteur sur le sternite 5, et viennent coiffer les deux fossettes situées assez loin l'une de l'autre, dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, qui est très étalé transversalement.

Chez les Majidae, la place du crochet à la surface du sternite 5 varie selon les genres. Par exemple, dans le genre *Chlorinoides* Haswell, notamment *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), le crochet, très aigu, se trouve presque sur la suture 4/5, à l'endroit où elle s'incurve vers le bas pour confluer vers la suture 5/6 ; sur lui vient se plaquer une fossette profonde (pl. 23, fig. 11), placée à mi-hauteur du sixième segment de l'abdomen et bien visible extérieurement. Le système d'accrochage semble persister chez la femelle après la mue de puberté : ainsi, chez *Chlorinoides longispinus* de Haan (pl. 17, fig. 5), une femelle de 30,5 × 24 mm, sans doute pubère, possède un crochet placé très latéralement sur le plastron ; une fossette vestigiale est présente à la face inférieure du sixième segment abdominal.

Chez beaucoup de Majidae, la cavité sterno-abdominale est surmontée dans sa partie antérieure d'un bourrelet, parfois extrêmement saillant, caréné dans certains cas, ce qui a pour effet d'assurer une clôture plus complète vers l'avant : *Eurynolambrus* (pl. 16, fig. 8), *Maja* (pl. 16, fig. 1, 2), *Pisa* (pl. 16, fig. 4), *Chlorinoides* (pl. 16, fig. 7 ; pl. 17, fig. 5).

Dans certains genres, la cavité sternale est également délimitée sur les côtés : par exemple chez *Chlorinoides barunoi* (pl. 16, fig. 7), la lisière de la cavité est longée par plusieurs petites crêtes, ce qui aménage un logement encore mieux délimité à l'abdomen.

Parthenopidae

Chez les Parthenopidae, la correspondance cavité-abdomen est souvent très étroite : par exemple, chez *Daldorfia bouvieri* (A. Milne Edwards) (pl. 17, fig. 1, 2), où non seulement le dispositif d'accrochage est fonctionnel mais où, en outre, à la lisière de la cavité sterno-abdominale, lisse, et du plastron, corrodé, se trouvent des sinuosités épousant des sinuosités correspondantes sur le bord de l'abdomen. Le système bouton-pression fonctionne parfaitement chez tous les genres que nous avons examinés, notamment chez *Lambrus* Leach (pl. 17, fig. 4) et *Thyrolambrus* Rathbun (pl. 17, fig. 3).

Dans le genre *Dairoides* Stebbing, il existe également un système bouton-pression, aussi bien chez *D. margaritatus* Stebbing que chez *D. kusei* (Sakai). Nous avons observé, chez un individu mâle de cette dernière espèce (55 × 71 mm), des crochets externes par rapport à l'abdomen, donc aux fossettes (fig. 27A, A' ; pl. 17, fig. 9) : le plastron s'est proportionnellement plus élargi que l'abdomen, ce qui explique la différence d'écartement, le décalage, entre crochets et fossettes. En revanche, chez un plus petit *Dairoides kusei*, de 59 mm de large seulement, il y a coïncidence parfaite entre les deux éléments d'accrochage, la croissance de l'abdomen ayant été proportionnelle à celle du plastron.

Le genre *Daira* de Haan offre, chez ses deux espèces, un bouton-pression typique (fig. 21C).

Partrenoxystomata

Les genres que nous avons attribués (*cf.* Guinot, 1966-1967 ; 1978*b*) à ce groupement (dont l'appellation est provisoire) accrochent leur abdomen à la paroi sternale par un dispositif bouton-pression.

Source : MNHN, Paris

OXYSTOMATA (*sensu* BALSS, 1957)

Chez les Calappidae, la cavité sterno-abdominale, profonde, est plus longue que l'abdomen mais est bien coaptée par ses bords avec le pléon.

Dans les genres *Calappa* Weber (pl. 14, fig. 1, 2), *Mursia* Desmarest, etc., les crochets placés très haut (près de la suture 4/5) et très latéralement sur le sternite 5, s'accrochent efficacement aux fossettes correspondantes. Même chez une femelle sans doute pubère de *Calappa granulata* (Linné) de 54 × 70 mm, à large abdomen et longs pléopodes sétifères, les crochets persistent, presque en correspondance avec les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, tandis que les vulves s'ouvrent largement juste sous la suture 5/6 (pl. 24, fig. 3).

L'accrochage se fait par le dispositif typique dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 4, 5), chez lequel l'abdomen remplit complètement la cavité sterno-abdominale.

Rappelons que, dans le genre *Orithyia* Fabricius (pl. 14, fig. 7, 8), il n'y a pas d'appareil bouton-pression, absence certainement liée à l'extrême brièveté (supposée) de l'abdomen (voir nº 2).

Chez les Dorippidae *char. emend.* (*cf.* GORNON, 1963), caractérisés par les deux dernières paires de pattes ambulatoires en position dorsale, la cavité sterno-abdominale est bien creusée. Dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 28), l'abdomen mâle s'insère dans un espace triangulaire avec les bords duquel il se coapte étroitement ; le telson, cependant, ne remplit pas totalement en avant la cavité sternale. La suture 4/5, interrompue médialement, est visible en entier.

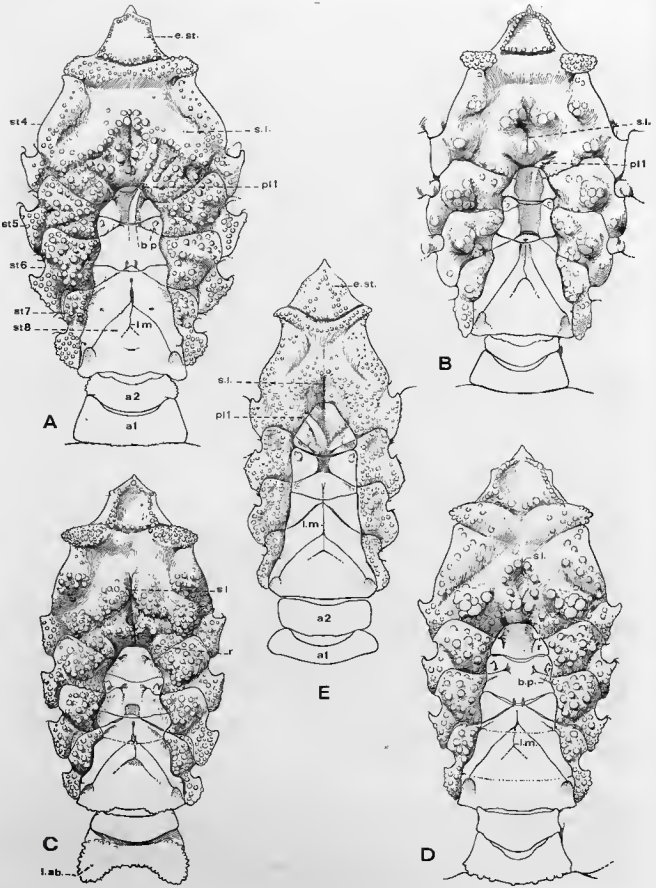
L'appareil d'accrochage, fonctionnel, se compose d'une paire de crochets, situés sur le bord de la cavité, dans la concavité prononcée que forme à cet endroit la suture 5/6, et d'une paire de fossettes placées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Le crochet se développe donc normalement, c'est-à-dire sur le sternite 5, mais se trouve refoulé assez loin puisqu'il se loge dans le bas de la sinuosité de la suture 5/6. KOLLMANN (1937, p. 64, fig. 68) fait erreur quand il indique chez *Dorippe* un crochet « situé au niveau de la troisième paire d'appendices » et lorsqu'il le fait dépendre, sur sa figure, du sternite 6.

Chez les *Dorippe* femelles pubères (pl. 25, fig. 8, 9), une large cavité sternale est présente, mais seulement dans la partie arrière du plastron. Le large abdomen repose sur une zone lisse et glabre, formée par les sternites 8, 7 et par la moitié postérieure du sternite 6, ce dernier étant divisé par une crête disposée obliquement. En avant, sur le sternite 5, une étroite zone est délimitée par deux saillies entre lesquelles s'engage le telson. Ce dernier empiète légèrement sur le sternite 4 : le sixième segment abdominal vient donc buter sur les deux saillies, qui forment une sorte de cran d'arrêt. L'abdomen est donc bien coapté avec cette cavité, où l'ensemble de la ponte est bien protégé. Le crochet de l'appareil d'accrochage persiste dans la même sinuosité que celle existant chez le mâle et se trouve placé presque à la même hauteur que la vulve. Un vestige de fossette semble présent à la face interne du sixième segment abdominal, mais le dispositif n'est certainement plus fonctionnel chez les femelles pubères.

Dans le genre *Ethusa* Roux, le telson repose dans la partie antérieure de la cavité sternale, trop grande pour le contenir. Le crochet de l'appareil d'accrochage est situé à mi-hauteur sur le sternite 5 (il n'y a pas de sinuosité sur la suture 5/6).

Parmi les Oxystomata (*sensu* BALSS, 1957), les nombreux représentants de la famille des Leucosiidae offrent des dispositions différentes. Il y a toujours une étroite coaptation entre cavité sterno-abdominale et pléon. Mais, alors que certains genres ne possèdent aucun appareil spécial de fixation de l'abdomen (voir nº 6), d'autres sont caractérisés par la présence d'un système particulier qui n'est pas du type bouton-pression et consisterait plutôt en un dispositif de rétention (voir nº 7). On a là un exemple de plus de l'hétérogénéité du groupe des Oxystomata, qu'il convient de démembrer.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

XANTHIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

La cavité sterno-abdominale est plus ou moins excavée. L'appareil d'accrochage de l'abdomen est du type bouton-pression : la position des crochets sternaux varie selon les genres à la surface du sternite 5 ; les fossettes sont le plus souvent creusées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Cette disposition typique se retrouve, de façon constante, dans les quatre sous-familles reconnues par BALSS en 1957 : Xanthinae, Menippinae, Pilumninae, Trapeziinae.

Nous avons observé l'appareil bouton-pression chez les genres à sternum thoracique étroit et à sutures complètes : *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), *Parazanthus* Lucas (fig. 22B) ; chez d'autres à plastron encore peu élargi, où seule la suture 4/5 est interrompue : certains *Actumnus* Dana (fig. 21D) ; chez des genres à plastron plus élargi, dont les sutures 4/5 et 5/6 sont incomplètes : *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4), *Eriphia* Latreille (pl. 12, fig. 5), *Pilumnus* Leach (fig. 24A), *Cyclozanthops* Rathbun (fig. 22C), *Xantho* Leach (fig. 22D), *Euzanthus* Dana (fig. 23A), *Carpoporus* Stimpson (fig. 23C), *Guinotellus* Serène (fig. 23D), *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards (fig. 23B, 42), *Pseudoliomera* Odhner (fig. 24B).

Dans certains genres, par exemple *Halimede* de Haan (fig. 24C), la cavité sterno-abdominale mâle, extrêmement étroite et allongée, est intimement coaptée avec les bords fortement sinueux de l'abdomen. Ce dernier, également allongé et rétréci à son extrémité, s'insère parfaitement dans la rainure sternale. Les crochets sont placés à l'avant du sternite 5 et sont parfaitement fonctionnels.

Chez les Trapeziinae, les deux crochets sternaux sont situés tout près de la suture 5/6 ; relativement écartés chez *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), ils se trouvent extrêmement éloignés l'un de l'autre dans le genre *Quadrella* Dana où ils peuvent néanmoins s'accrocher aux fossettes, situées sur un abdomen très élargi, dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment.

Les Polydectinae, c'est-à-dire le genre *Polydectus* H. Milne Edwards et toutes les espèces du genre *Lybia* H. Milne Edwards (fig. 19A-C), possèdent un système bouton-pression typique (*cf.* GUINOT, 1976).

Les Trichiinae, sous-famille que nous venons de distinguer (GUINOT, *ibid.*), à savoir les genres *Trichia* de Haan (fig. 34A-D), *Banareia* A. Milne Edwards (fig. 26A-D) et *Calvactaea* Ward (fig. 34E), offrent la disposition typique. Mais nous avons constaté avec étonnement que l'apex des pléopodes sexuels de la première paire dépasse généralement de la cavité sterno-abdominale et se loge dans une rainure sternale, garnie de soies (fig. 26, 34 et, surtout, 35A-E). L'appareil d'accrochage sert toujours à fixer l'abdomen, mais l'extrémité particulièrement fragile des pléopodes 1 ne se trouve plus protégée (*cf. infra*).

Chez les Actaeinae, sous-famille que nous avons rétablie (GUINOT, 1976), la disposition est typique, aussi bien chez *Actaea* de Haan, *Paractaea* Guinot, *Actaeodes* Dana, *Gaillardiellus* Guinot, *Forestia* Guinot, *Novactaea* Guinot et *Serenius* Guinot.

Nous avons constitué une nouvelle sous-famille, les Platyxanthinae Guinot, 1977 (GUINOT, 1977*a* ; 1977*b*). Les trois genres qui la composent, *Platyxanthus* A. Milne Edwards (fig. 25A, 25B), *Pelaeus* Eydoux et Souleyet (fig. 25D) et *Homalaspis* A. Milne Edwards (fig. 25C), ont leur abdomen maintenu contre le sternum par un système bouton-pression typique.

Les Panopeinae (*cf.* GUINOT, 1967*a*) ont la même conformation.

Enfin, le genre *Carpilius* Leach, avec ses trois espèces (fig. 21B ; pl. 10, fig. 1, 2, 5), dont le plastron sternal est parcouru de sutures continues, possède un système du type bouton-pression. Il est possible que les espèces fossiles appartenant à cette sous-famille, du genre † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards (pl. 10, fig. 8, 9) ou † *Ocalina* Rathbun (pl. 10, fig. 7), aient disposé de ce même appareil.

FIG. 34. — Plastron sternal mâle dans le genre *Trichia* de Haan (A-D) et le genre *Calvactaea* Ward (E). L'apex des pl1 ♂ est logé dans une rainure et dépasse de l'abdomen. Tous les spécimens ont été dénudés. L'ornementation de l'abdomen n'a pas été figurée.

A, *Trichia hartii* (Miyake), ♂ 56,4 × 76 mm (état sec), Japon, île Yoron, SAKAI det. et leg. (MP) (× 1,2).

B, *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, SERÈNE det. (MP) (× 2,8).

C, *Trichia dromiaeformis* de Haan, ♂ 43 × 48,7 mm (état sec), Japon, Kii Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (× 1,8) : les nodules sont émoussés.

D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, SAKAI det. (coll. T. SAKAI) (× 3,8).

E, *Calvactaea tumida* Ward, paratype, ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 6,5).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

OCYPODINAE (*pro parte*)

La plupart des Ocypodidae sont dépourvus d'appareil d'accrochage : ainsi, le genre *Ocypode* Weber et la plupart des *Uca* Leach (à l'exception de quelques espèces, voir nº 12) ne boutonnent pas leur abdomen. Mais, dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, un bouton-pression existe chez certaines espèces, est absent chez d'autres. De même, dans le genre *Dotilla* Stimpson, un bouton-pression est présent chez certaines espèces, mais ne semble pas fonctionnel chez d'autres. Chez les Camptandriinae, sous-famille qu'il faut compter parmi les Ocypodidae (*cf.* SERÈNE, 1974), un bouton-pression accroche l'abdomen dans les genres *Paracleistostoma* de Man (pl. 26, fig. 4, 5), *Tylodiplax* de Man et, sans doute, chez d'autres représentants (voir nº 11).

GRAPSIDAE (*sensu* BALSS, 1957, p. 1665) (*pro parte*)

Dans la sous-famille des Grapsinae, il existe un système bouton-pression tout à fait typique et fonctionnel. Un bon exemple est fourni par *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) (pl. 20, fig. 1, 2) : deux crochets pointus près de la suture 5/6 ; deux profondes fossettes, limitées par un fort bourrelet antérieur, à la face inférieure du sixième segment abdominal dans les angles latéro-postérieurs. L'appareil demeurerait efficace durant toute la vie du Crabe mâle (HARTNOLL, 1965, p. 138).

Un dispositif à peu près pareillement conformé et tout aussi efficace existe chez *Pachygrapsus* Randall (*cf.* les articles de PÉREZ, 1933*a*, 1933*b*, et de VERNET-CORNUBERT, 1958, sur *P. marmoratus*), chez *Goniopsis* de Haan (dans ce genre, le crochet est plus éloigné de la suture 5/6), chez *Geograpsus* Stimpson (crochet, dont l'extrémité est cornée, presque sur la suture 5/6), chez *Planes* Leach (crochet à peu de distance de la suture 5/6, comme chez *Grapsus*) et chez *Metopograpsus* H. Milne Edwards (un crochet plus gros que dans les genres précédents, à peu de distance de la suture 5/6 ; corrélativement, une fossette plus développée).

HARTNOLL (1965, p. 135, 136) signale que chez *Pachygrapsus transversus* (Gibbes) et *P. gracilis* (de Saussure), l'appareil d'accrochage est fonctionnel quelle que soit la taille du mâle considéré. PÉREZ (1933*a* ; 1933*b*) et VERNET-CORNUBERT (1958) ont bien étudié les caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) ; les crochets thoraciques apparaissent dès les premiers stades de la vie post-larvaire du mâle ; chez la femelle, l'appareil d'accrochage régresse au fur et à mesure que l'abdomen prend une forme ogivale.

Les Varuninae, sous-famille composée de très nombreux genres (nous n'avons pas pu vérifier chez tous la conformation exacte de l'appareil d'accrochage), possèdent généralement un système bouton-pression. Ainsi, chez *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 5) : une paire de crochets à peu près à mi-hauteur sur le sternite 5 ; une paire de fossettes, limitées par un épais bourrelet antérieur, à la face inférieure du sixième segment abdominal.

Un appareil analogue existe dans les genres *Brachynotus* de Haan (petit crochet, plus près de la suture 4/5 ; bourrelet épais, plus marqué que la fossette elle-même) ; *Pyxidognathus* A. Milne Edwards (crochet au voisinage de la suture 4/5) ; *Tetragrapsus* Rathbun (crochets menus, très écartés ; fossettes peu marquées) ; *Ptychognathus* Stimpson (crochets et fossettes peu développés).

Chez *Cyrtograpsus* Dana, dont les gros pléopodes 1 couvrent le sternite 5, l'appareil bouton-pression a disparu (à vérifier chez de petits spécimens).

Dans le genre *Eriocheir* de Haan, bien connu par son invasion du réseau fluvial européen sous la forme d'*E. sinensis* (H. Milne Edwards), espèce de grande taille, les crochets sont relativement très petits par rapport aux dimensions de l'animal (pl. 23, fig. 1). Ce sont deux granules symétriques, perdus dans une touffe de soies et situés pas très loin de la suture 4/5 ; ils sont visibles juste au-dessus des énormes pléopodes sexuels, qui occupent en épaisseur une large place et ne paraissent pas gêner l'application stricte de l'abdomen contre la paroi sternale. Les fossettes ne semblent pas avoir une forme complémentaire. Le dispositif n'est pas vraiment efficace, tout au moins chez les exemplaires de grande taille.

Source : MNHN, Paris

Dans ses travaux sur la biologie d'*Eriocheir sinensis* en France, Hoestlandt (1940 ; 1948) a étudié l'évolution post-larvaire de l'accrochage de l'abdomen chez le mâle et la femelle. Nos conclusions sont les mêmes. Chez le mâle, l'appareil est « normalement » développé (l'abdomen se détache avec un déclic) jusqu'à une taille ne dépassant pas 20 mm de large ; au-delà de cette taille, bien que les éléments soient encore présents, l'accrochage ne se fait plus. Chez la femelle mesurant plus de 12 mm de large, le système d'accrochage n'est plus efficace : c'est donc à une taille bien inférieure à celle où se produit la mue de puberté que se décroche l'abdomen.

Chez les Sesarminae, l'appareil bouton-pression n'est pas présent dans tous les genres. Il y a toujours une profonde cavité sterno-abdominale : le telson se trouve bloqué à l'extrémité de celle-ci, tronquée et délimitée par une forte crête.

Dans le genre *Sesarma* Say *s.l.*, l'appareil bouton-pression n'est pas constant. Il n'est pas possible de passer en revue les innombrables espèces de *Sesarma* s.l. (plus d'une centaine). Nous donnerons seulement quelques exemples.

Crochet et fossette sont présents chez le mâle de certaines espèces et l'ensemble fonctionne jusqu'à une certaine taille. Au-delà de certaines dimensions du corps, le crochet et la fossette deviennent vestigiaux et l'accrochage est impossible. En outre, il semble que l'existence du crochet soit liée à la taille du premier pléopode mâle. Si le pl1♂ est court, c'est-à-dire ne recouvre pas la partie antérieure du sternite 5, le crochet peut se développer. Il faudrait évidemment vérifier si, chez toutes les *Sesarma* à pl1 courts, il existe un crochet sur le sternite 5, ce qui tendrait à prouver que ces deux caractères sont corrélés. La réduction ou l'élimination des deux éléments, sternal et abdominal, à une certaine étape de la croissance devrait être également étudiée.

Sesarma huzardi (Desmarest) montre un petit crochet pointu et une fossette correspondante. Le tout est bien conformé et fonctionne parfaitement jusqu'à une certaine taille, c'est-à-dire jusqu'à 10 × 12 mm environ ; au-delà, l'accrochage ne se fait plus. Chez *S. huzardi*, les pléopodes sexuels sont assez courts et n'occupent pas toute la longueur du sternite 5.

Chez *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards, dont nous n'avons examiné que des spécimens mâles de grande taille, un très petit crochet se trouve sur le sternite 5, couvert par les pl1 seulement dans sa partie postérieure : l'accrochage n'est pourtant pas efficace. Hartnoll (1965, p. 133), qui a examiné un important matériel de cette espèce, indique que, chez les individus de taille inférieure à 7 mm, le mécanisme d'accrochage fonctionne normalement ; chez les mâles de taille plus élevée, les crochets ne se sont pas acerus comme le reste du corps et ils deviennent vestigiaux.

De même, *Sesarma mederi* H. Milne Edwards, dont les pl1 sont relativement courts comme chez *S. huzardi*, possède près de la suture 4/5 un minuscule crochet, invisible sous l'épaisse pilosité ; il y a bien un bourrelet dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment de l'abdomen, mais nous ne parvenons pas à accoler le pléon au sternum. Le seul spécimen (mâle) que nous ayons examiné mesure 44 mm de large ; il est probable que, à une taille inférieure, le dispositif était fonctionnel.

Chez *S. taeniolata* White, l'apex des très larges pl1 ne parvient qu'à mi-hauteur du sternite 5 : un crochet, petit mais aigu, fait saillie dans une touffe de soies, et une fossette menue est bien délimitée par un hourrelet dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. L'appareil fonctionne sans doute chez les mâles de petite taille mais devient inefficace chez les grands individus.

En revanche, chez *S. guttatum* A. Milne Edwards, *S. reticulatum* Say, *S. meinerti* de Man, *S. hematocheir* de Haan, *S. curacaoense* de Man, *S. maculatum* de Man, *S. plicatum* Latreille, *S. dehaani* A. Milne Edwards, *S. smithi* H. Milne Edwards, où les pléopodes sont longs et remontent sur toute la hauteur du sternite 5, il n'y a pas de place pour un crochet : c'est ainsi que l'on pourrait expliquer, dans ces cas précis, l'absence de dispositif d'accrochage.

Le groupe de *Sesarma* dépourvues de système d'accrochage entre, en fait, dans notre catégorie nº 11 où sont rassemblés les Crabes chez lesquels le dispositif est vestigial ou a disparu.

Appartiennent également à cette catégorie nº 11 quelques autres genres de Sesarminae : *Cyclograpsus*, *Metaplax*, *Helice* et *Aratus*, mais il faudrait contrôler toutes les espèces.

Dans le genre *Cyclograpsus* H. Milne Edwards, le crochet est absent, aussi bien chez *C. punctatus* H. Milne Edwards, doté de longs pléopodes 1 couvrant le sternite 5, que chez *C. integer* H. Milne Edwards, à pléopodes 1 très courts, laissant inoccupé tout le sternite 5.

Dans le genre *Metaplax* H. Milne Edwards, il n'y a pas de crochets sur le sternite 5 : les pléopodes 1 des trois espèces que nous avons examinées couvrent la totalité ou les trois-quarts du sternite 5.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Helice* de Haan, tout au moins chez les espèces que nous avons examinées, ne possède pas de crochets sur le sternite 5 : les pléopodes 1 sont plutôt longs et leur apex occupe en grande partie le sternite 5 ; par ailleurs, comme l'abdomen est allongé, le sixième segment abdominal est placé très antérieurement sur le plastron. Les dispositions sont telles que l'absence de l'appareil d'accrochage ne surprend guère.

Dans le genre *Aratus* H. Milne Edwards, représenté par l'unique espèce, *A. pisoni* H. Milne Edwards, qui vit parmi les arbres de la mangrove dont elle mange les feuilles, l'appareil d'accrochage de l'abdomen a complètement disparu. Hartnoll (1965, p. 145) suppose que la forme de l'abdomen, très élargi, en quelque sorte féminisé chez le mâle, pourrait entrer en compte dans la disparition du système de fixation du pléon.

Il sera intéressant de revenir sur le cas des Sesarminae pour voir dans quelle mesure la taille des pléopodes sexuels 1 influe sur la présence du dispositif d'accrochage (notamment dans le genre *Sesarma*) et, également, de déterminer si la place atteinte par le sixième segment abdominal sur le plastron sternal joue un rôle. La croissance des éléments de l'appareil d'accrochage au cours des mues est aussi un facteur important, comme nous l'avons vu chez les mâles du genre *Sesarma* s.l. Une analyse de la coaptation abdomen-sternum chez tous les genres de Sesarminae et chez toutes les espèces est nécessaire.

Dans la sous-famille des Plagusiinae, c'est un système bouton-pression très puissant qui fixe l'abdomen au sternum thoracique. Nous n'avons pas vérifié sa présence chez toutes les espèces mais il est probable que l'appareil d'accrochage est constant dans les deux genres qui composent ce groupe : *Plagusia* Latreille et *Percnon* Gistel. Prenons comme exemple *Plagusia glabra* Dana où les énormes pléopodes 1 mâles n'empêchent pas l'application de l'abdomen contre le plastron (pl. 18, fig. 9) : une grosse saillie en partie cornée est située au-dessus de la suture 5/6 ; une fossette profonde, limitée par un bourrelet épais, est creusée dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez la femelle ovigère de la même espèce (pl. 18, fig. 10, 11), dont l'abdomen largement ovalaire protège l'ensemble de la ponte, la saillie persiste et se trouve juste au-dessus de la grosse vulve, d'apparence tripartite. Chez *P. immaculata* Lamarck, c'est presque toute la saillie qui est cornée. Chez *P. squamosa* (Herbst), la protubérance du sternite 5 offre une partie supérieure cornée très développée.

Dans le genre *Percnon*, comme dans le genre *Plagusia*, le crochet a tendance à devenir corné. Chez *P. planissimum* (Herbst), le crochet consiste en une grosse protubérance, surmontée d'un tubercule corné. Chez *P. guinotae* Crosnier, le crochet s'étend obliquement sur le sternite 5 et porte à son sommet un tubercule jaunâtre. Il semble que la disposition soit similaire chez *P. abbreviatum* (Dana). Chez *P. affine* (H. Milne Edwards) (pl. 23, fig. 2 : ♂ de 26 × 35 mm), toute la partie postérieure du sternite 5 située sur les flancs de la cavité sterno-abdominale est saillante : dessus, se trouve comme surajoutée une lunule cornée jaunâtre, parfaitement délimitée ; à la face inférieure de l'abdomen, l'angle latéro-postérieur du sixième segment montre une zone blanchâtre légèrement calcifiée, creusée en son milieu d'une dépression (pl. 23, fig. 3).

Potamidae (*sensu* Balss)

Nous noterons, seulement à titre indicatif, que les Potamidae (Crabes ayant complètement quitté le domaine marin pour devenir terrestres et d'eau douce, caractérisés notamment par un développement direct) ont une cavité sterno-abdominale excavée et un système bouton-pression tout à fait typique et fonctionnel : crochet sur le sternite 5, fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal (pl. 23, fig. 4). Une étude du plastron sternal et de l'appareil d'accrochage de l'abdomen reste à faire chez les nombreux genres et espèces qui composent ce vaste ensemble.

Palicidae (= Cymopoliidae)

Chez *Palicus* Philippi (fig. 31), la cavité sterno-abdominale est très large, profonde, et s'allonge chez le mâle jusqu'à la pointe du telson. L'appareil bouton-pression consiste en une paire de saillies,

Source : MNHN, Paris

pointues ou arrondies, placées juste sous la suture 4/5 et à sa terminaison interne ; très écartées l'une de l'autre, elles sont coiffées par deux fossettes situées dans la partie basale du sixième segment abdominal, qui est très élargie.

En décrivant le plastron des Palicidae, nous avons indiqué chez les femelles matures (pl. 24, fig. 9) des cas de persistance du crochet sous forme d'un bourrelet, qui se trouve alors à peu de distance des vulves ouvertes dans la partie antérieure du plastron. Les Palicidae développent chez les femelles pubères une cavité incubatrice qui couvre la plus grande partie du plastron, sauf le pourtour et la partie située en avant des chélipèdes. Les exopodites lamelleux des trois dernières paires de pléopodes se disposent sur les bords de la cavité et assurent une protection à la ponte.

Hexapodidae (Hexapodinae *sensu* Balss, 1957, p. 1658)

Les Crabes de cette famille, chez lesquels la dernière paire de pattes ambulatoires a disparu (fig. 32), possèdent un appareil bouton-pression typique : crochet sur le sternite 5 et fossette à la face interne du sixième segment abdominal. L'abdomen tient fermement accroché au plastron sternal. Une singularité des Hexapodidae mâles est la présence de longs pléopodes qui sortent de la cavité sterno-abdominale médiane et reposent dans des prolongements, obliques, de celle-ci. Une abondante pilosité recouvre ces tranchées sternales ainsi que l'extrémité des pléopodes laissée à nu (fig. 33A, 33B, 33F). Chez une femelle d'*Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.* de 18 mm de large (pl. 24, fig. 6), les crochets sont bien visibles au-dessus des vulves et encore fonctionnels.

Gecarcinidae (*pro parte*)

Des protubérances sternales existent dans les genres *Gecarcinus* Leach (pl. 19, fig. 11), *Epigrapsus* Heller, *Gecarcoidea* H. Milne Edwards, mais aucune fossette correspondante n'est vraiment formée (pl. 23, fig. 10). L'appareil ne semble donc pas fonctionnel. Les autres Gecarcinidae, *Cardisoma* Latreille et *Ucides* Rathbun, ne possèdent pas de saillies sternales. En fait, comme ces derniers, les premiers genres mentionnés entrent dans une autre catégorie (n° 11) ; mais on pourrait aussi ranger les Gecarcinidae dotés de crochets mais dépourvus de fossettes dans la catégorie n° 4, aux côtés de *Thia residua* (Herbst).

6. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE; PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE SPÉCIAL MAIS COAPTATION, VOIRE « ADHÉRENCE », DE L'ABDOMEN AVEC LES BORDS DE LA CAVITÉ*

Leucosiidae (*pro parte*)

Chez les Leucosiidae Ebaliinae (*sensu* Balss, 1957), la cavité sterno-abdominale, profondément excavée et de forme triangulaire, s'allonge presque jusqu'à la pointe antérieure du plastron. L'abdomen, lui-même très étendu, la remplit complètement. C'est le cas du genre *Ebalia* Leach où, en l'absence d'appareil d'accrochage, il y a simple adhérence de l'abdomen avec la paroi de la cavité. Chez la femelle, la pointe du plastron et celle du telson s'engagent sous les endopodites des mxp3 : l'abdomen se trouve comme verrouillé. Par ailleurs, le pourtour de l'abdomen semble adhérer, au moins partiellement, au rebord sternal : nous avons constaté ce phénomène chez *Ebalia tuberosa* Pennant.

Dans le genre *Lithadia* Bell (pl. 15, fig. 5, 6), la cavité sternale, qui s'avance jusqu'au niveau des pattes-mâchoires, est encore plus profonde : l'abdomen mâle s'enfonce dans une véritable rainure. Les pléopodes sont bien protégés malgré l'absence de dispositif de fixation, car leur extrémité distale est logée dans une gouttière située tout au fond de la cavité sterno-abdominale.

Chez les Cryptocneminae, le rebord sinueux de l'abdomen mâle correspond à des sinuosités complémentaires du bord de la cavité sternale : il existe, au niveau de chaque segment abdominal, une rigoureuse coaptation qui, malgré l'absence d'appareil spécial d'accrochage, maintient le pléon en place.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne la disposition chez la femelle, il est facile de faire la distinction entre la femelle prépubérale, qui a un abdomen plat, et la femelle postpubérale dont l'abdomen est profondément modifié. Chez certains genres, l'abdomen de la femelle postpubérale est en forme de calotte bombée, largement discoïde, s'avançant parfois très près de la base des mxp3, le telson pénétrant parfois sous les deux ventaux que forment les endopodites des maxillipèdes externes. La totalité du plastron est recouverte, à l'exception d'une étroite bande sur son pourtour, constituée par les épisternites thoraciques relevés verticalement. Une sorte de muraille épisternale circulaire sertit les bords latéraux de l'abdomen femelle. Le telson s'insère dans une encoche creusée médialement dans le bord antérieur du sternum thoracique. Par exemple, chez *Nucia tuberculosa* A. Milne Edwards (pl. 25, fig. 12, 13), l'abdomen femelle, dont les segments 3-6 sont soudés, acquiert la forme d'un couvercle muni d'un rebord qui pénètre, comme dans une boîte, à l'intérieur de la cavité sternale, extrêmement profonde, de forme arrondie et limitée par un bord saillant, abondamment sétifère.

Ainsi, chez la femelle, se réalise une rigoureuse coaptation entre le contour extérieur de l'abdomen et le bord du plastron sternal, coaptation qui aboutit à la création d'une véritable cavité incubatrice pouvant, semble-t-il, contenir toute la ponte.

Donc, l'abdomen forme un couvercle mobile mais bien emboîtant (*Nucia*), ou bien paraît adhérer par ses bords à la paroi sternale. Ce dernier processus, à savoir la tendance à la soudure des parties correspondantes, apparaît comme un perfectionnement ultime de la coaptation. Pourquoi pas une gêne, puisque la conséquence est une fermeture totale de la ponte, sans eau ni oxygène ? Mais Drach (1955) a découvert l'existence d'un canal branchio-sternal particulier qui assure l'oxygénation et le renouvellement de l'eau à l'intérieur de la cavité incubatrice close. Cette disposition n'existe pas chez les Leucosiidae les plus primitifs, qui ne développent pas une large cavité incubatrice.

Drach (*ibid.*) a montré que, chez les Leucosiidae, les femelles passaient en une seule mue de la forme à abdomen plat à la forme à abdomen bombé, accompagné d'une muraille épisternale. Cette mue, dite de puberté, serait la dernière dans la croissance des Leucosiidae.

Les genres *Iphiculus* Adams et White et *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 8-10), Philyrinae (*sensu* Balss, 1957, p. 1614) qui ne semblent pas posséder d'appareil d'accrochage quelconque, auraient mieux leur place dans cette rubrique, avec les Ebaliinae et les Cryptocneminae, que dans la suivante avec les autres Philyrinae et les Leucosiinae.

7. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN (ADHÉRENCE); APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL*

Leucosiidae (*pro parte*)

Chez la plupart des Leucosiidae Philyrinae (*sensu* Balss, 1957), la coaptation rigoureuse entre les bords de la cavité sterno-abdominale et ceux de l'abdomen s'accompagne d'un appareil de rétention. L'abdomen mâle, très étroit, triangulaire et allongé, s'incruste dans une cavité de même forme, se terminant parfois à la pointe du plastron. Les pléopodes, serrés l'un contre l'autre au fond de la gouttière sternale, logent leur apex dans une rainure.

En plus de l'adhérence abdomen-sternum, souvent si forte qu'il est difficile de soulever l'abdomen sans le briser, on observe un appareil de rétention spécial au niveau du sternite 5 : près de la suture 4/5, juste sur le rebord de la cavité, se trouve une paire de saillies, assez mal délimitées, que vient coiffer une paire de fossettes à la base du sixième segment abdominal. Il ne s'agit plus ici d'un véritable fermoir à pression.

Chez *Ilia nucleus* (Linné) (pl. 15, fig. 7), la saillie est peu proéminente mais la fossette, située dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal, est bien nette, arrondie et limitée par

Source : MNHN, Paris

un bourrelet ; elle n'est visible extérieurement que par une convexité du bord abdominal à ce niveau.

Chez *Philyra elegans* Gravier, la fossette est creusée dans l'épaisseur même de la tranche de l'abdomen, à la limite des segments 6 et 5 ; cet emplacement est marqué par une encoche accusée. Chez cette dernière espèce, la cavité sternale n'est pas remplie en avant de l'abdomen, qui est plus court, mais toute sa partie antérieure (située sur le sternite 4) se soulève en un rebord serti de granules, surplombant les deux derniers segments abdominaux.

Chez les femelles impubères, il n'y a pas d'appareil de rétention mais l'adhérence entre l'abdomen et la cavité est si intime que l'on détériore l'abdomen en essayant de le détacher.

Chez les femelles pubères, l'abdomen, devenu énorme et discoïde, s'encastre dans une cavité incubatrice extrêmement profonde, tout comme chez les Ebaliinae décrits précédemment.

Examinons maintenant le cas de deux autres genres attribués aux Philyrinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1614, 1615).

Chez *Iphiculus* Alcock, il ne semble pas qu'il existe chez le mâle un appareil de rétention ; en revanche, le rebord de la cavité sternale offre des sinuosités sur lesquelles viennent se mouler des sinuosités complémentaires du bord de l'abdomen.

Chez *Pariphiculus* Adams et White, plus précisément chez *P. mariannae* (Herklots), dont nous n'avons vu qu'une grande femelle de 34 × 31 mm, sans doute pubère (pl. 15, fig. 8-10), les segments abdominaux sont tous libres et la cavité incubatrice, bien qu'assez développée, n'a pas les caractéristiques leucosiennes (pas de forme orbiculaire), ainsi que Drach (1955) l'a déjà mentionné. Cette disposition plus primitive ne nous étonne pas, car *Iphiculus* et *Pariphiculus* montrent un ensemble de caractères archaïques. Ces deux genres sont à la racine des Leucosiidae ; leur place systématique devra être révisée avec soin. En ce qui concerne l'appareil d'accrochage (si son absence est confirmée sur d'autres spécimens), ils appartiennent en fait à la catégorie précédente (nº 6), avec les Ebaliinae et les Cryptocneminae.

Chez les Leucosiinae, plus précisément dans le genre *Leucosia* Weber, la cavité sterno-abdominale (pl. 15, fig. 1, 2) est très profonde, assez élargie et atteint presque l'avant du sternum thoracique. L'abdomen mâle, dont plusieurs segments sont soudés, s'insère exactement dans la cavité qui lui est réservée. En outre, un appareil de rétention assure le ferme accrochage du pléon à la paroi sternale : sur le sternite 5, juste à l'endroit où la suture 4/5 pénètre dans la cavité abdominale, une sorte d'éperon fait saillie de façon plus ou moins aiguë selon les espèces. La partie correspondante sur le pléon consiste en une sorte de fossette creusée sur la tranche du bord abdominal, à la base du sixième segment, complétée par une encoche marquée à la limite des sixième et cinquième segments, et bien visible dorsalement (pl. 15, fig. 3).

Les Leucosiidae montrent, par la diversité de leur disposition concernant la cavité sterno-abdominale et le mécanisme d'accrochage de l'abdomen, un aspect supplémentaire de leur plasticité évolutive.

Dans le système endophragmal de *Leucosia longifrons* de Haan (pl. 15, fig. 4), espèce où la saillie de rétention est très développée, l'endosternite 4/5 (auquel se relie l'endosternite 5/6) se soulève en une sorte d'éperon pointu, dont l'emplacement semble correspondre à celui de l'éperon sternal d'accrochage. Nous nous demandons si l'existence de cette expansion endophragmale n'est pas liée à la formation de l'éperon externe servant à fixer l'abdomen.

Les pléopodes 1, épais et torsadés (pl. 15, fig. 3), se placent contre la paroi latérale de la cavité sterno-abdominale et offrent une concavité à l'endroit de la protubérance : il y a donc une coaptation entre les appendices sexuels et l'appareil d'accrochage.

Chez les Leucosiinae femelles, comme chez les Ebaliinae, la cavité incubatrice atteint le maximum de perfectionnement : muraille épisternale, forme discoïde de l'abdomen, protection totale de la ponte (pl. 25, fig. 10, 11 : *Leucosia longifrons* de Haan).

Source : MNHN, Paris

8. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL (SAILLIE + ENCOCHE SUR LE STERNITE 5; ANGLES LATÉRO-POSTÉRIEURS DU SIXIÈME SEGMENT ABDOMINAL DE FORME PARTICULIÈRE)*

Retroplumidae

Nous créons une catégorie particulière pour la famille des Retroplumidae car ces Crabes possèdent, à notre avis, un appareil de rétention spécial. Mais cela devra être confirmé par l'examen de nombreux spécimens et de plusieurs espèces, car nous n'avons observé qu'un seul individu et, qui plus est, une femelle de cette famille, *Retropluma* sp. Par bonheur, il doit s'agir d'une femelle impubère, c'est-à-dire à abdomen encore du type mâle, triangulaire, et qui possède, semble-t-il, un appareil d'accrochage pas ou peu modifié.

Sur le plastron, très élargi (fig. 30C, 30F), est creusée une profonde cavité sterno-abdominale que ne remplit pas complètement l'abdomen, une étroite rainure antérieure prolongeant la cavité presque jusqu'à la pointe de l'écusson sternal. Cette rainure, où s'engage l'extrémité des longs pléopodes sétifères de la femelle, n'a pas été signalée chez le mâle [1] des Retroplumidae. L'abdomen offre une base large, qui occupe tout l'espace entre les coxae des p5, qui sont atrophiées et rapprochées de l'axe sagittal médian, en position dorsale (fig. 30D).

Sur le sternite 5, au bord de la cavité sterno-abdominale, se trouve une saillie surmontée d'une encoche, dans laquelle se termine la suture 4/5 (fig. 30C, 30E). Le sixième segment abdominal, de forme très particulière et parcouru par une crête transversale, porte sur sa tranche une sorte de fossette, un peu en retrait de l'angle latéro-postérieur, et, au-dessus, un processus triangulaire qui vient se loger dans l'encoche sternale. La coaptation, en quelque sorte double (saillie + encoche sur le sternum, fossette + processus triangulaire sur le bord de l'abdomen), est parfaite.

Chez le mâle, la disposition paraît être la même si l'on regarde la figure de *Retropluma notopus* (Alcock) (*Illustr. « Invest. »*, pl. 15, fig. 2b) reproduite ici (fig. 30F), celle de *R. plumosa* Tesch (1918*a*, pl. 2, fig. 1a) et celle de *R. planiforma* Kensley (1969, fig. 3b). Le système d'accrochage des Retroplumidae n'a été décrit par aucun carcinologiste. Tesch (*loc. cit.*, p. 32) écrit seulement à propos de *Retropluma plumosa* : « the 6th segment, as in *R. notopus* and *R. dentata*, bears a crescentic ridge near the anterior margin, which ridge projects at either side into a sharp prominence ».

9. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE; DOUBLE APPAREIL D'ACCROCHAGE (UNE PAIRE DE GROSSES PROTUBÉRANCES SUR LE STERNITE 5 ET UNE PAIRE DE SAILLIES PLUS PETITES SUR LE STERNITE 4)*

Pinnoteridae (*pro parte*)

Le genre *Pinnoteres* Latreille, plus précisément *P. pisum* (Linné), et le genre *Ostracoteres* H. Milne Edwards, plus précisément *O. tridacnae* (Rüppell), possèdent chez le mâle une profonde cavité sterno-abdominale, qui porte sur deux somites successifs deux paires de protubérances. La première dépend du sternite 5 (comme chez les Brachyoures à bouton-pression typique) et proémine fortement, juste au-dessous de la suture 4/5 ; à cette protubérance correspond, sur le bord de l'abdomen, à la limite

1. Les premiers pléopodes sexuels mâles des Retroplumidae sont courts et demeurent complètement recouverts par l'abdomen. Un mâle de *Retropluma*, que nous avons sous les yeux après la rédaction de ce travail, nous montre qu'il existe, en avant sur le plastron sternal, une rainure analogue à celle de la femelle. Il existe une coaptation très étroite entre la cavité sterno-abdominale et l'abdomen ; l'appareil de rétention se présente sensiblement comme chez la femelle impubère décrite et figurée ici.

Source : MNHN, Paris

du sixième et du cinquième segment, un épaississement, suivi d'une encoche. L'autre protubérance dépend du sternite 6 et sort plus faiblement ; elle est située tout près de la suture 5/6 chez *Ostracoteres tridacnae* (fig. 24D), à mi-hauteur sur le sternite 6 chez *Pinnoteres pisum*. D'après nos observations, la formation correspondant à cette petite saillie marque peu le bord de l'abdomen, à la limite du cinquième et du quatrième segment abdominal ou au milieu du quatrième segment.

Dans le genre *Tritodynamea* Balss (pl. 23, fig. 7), il existe pareillement deux paires symétriques de saillies, l'une près de la suture 4/5, l'autre près de la suture 5/6. Chez une femelle de 8 × 12,5 mm (pl. 23, fig. 8), la saillie du sternite 5 demeure, tandis que disparaît celle du sternite 6, sternite qui porte les deux vulves, assez écartées.

Les Pinnoteridae précédents nous offrent le seul exemple, parmi les Brachyoures, d'un appareil d'accrochage *double* : en plus de la différenciation habituelle qui se développe sur le sternite 5 et se coapte avec le sixième segment de l'abdomen, se met en place sur le sternite 4 un deuxième dispositif, toutefois plus rudimentaire, moins efficace. Stauber (1945, p. 274, pl. 3, fig. 15, 16), qui a bien étudié *Pinnoteres ostreum* Say, a signalé cet appareil spécial. En revanche, Atkins (1926, p. 476) n'a observé chez *P. pisum* que les protubérances habituelles, situées sur le sternite 5, et n'a pas remarqué la paire du sternite 4, en fait peu visible.

On ne peut toutefois considérer l'appareil d'accrochage double comme une caractéristique pinnotérienne. En effet, le genre *Pinnixa* White, dont nous avons examiné *P. transversalis* (H. Milne Edwards) (pl. 19, fig. 7, 8), ne possède qu'une seule paire de saillies, sur le sternite 5 près de la suture 4/5, correspondant à une seule paire de fossettes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. En revanche, chez cette espèce, la partie proximale de la cavité sterno-abdominale forme de part et d'autre deux rebords saillants entre lesquels vient s'engager le large abdomen, qui se trouve alors bien maintenu.

10. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE; APPAREIL D'ACCROCHAGE BOUTON-PRESSION MAIS ATYPIQUE EN RAISON DE LA POSITION DES FOSSETTES SOUS-ABDOMINALES*

Hymenosomatidae

Les Hymenosomatidae possèdent une cavité sterno-abdominale souvent profondément excavée, que ne remplit pas toujours complètement en avant le telson, par exemple chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A, 30B).

L'appareil d'accrochage de l'abdomen est du type bouton-pression. Les crochets sternaux se trouvent sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, c'est-à-dire dans la partie indivise du plastron, puisque ce dernier ne porte les traces de segmentation primitive que sur les côtés. Il est donc difficile de déterminer si c'est, comme d'habitude, au sternite 5 qu'appartiennent les crochets. Le fait, en plus, que les sutures latérales soient fortement convergentes vers le haut fausse l'appréciation.

Quant aux fossettes, à la face inférieure de l'abdomen, elles sont situées dans les angles latéro-antérieurs du telson. C'est, à notre connaissance, le seul cas de fossettes ainsi localisées : d'ordinaire, elles ne sont jamais placées sur le dernier segment abdominal et se trouvent à des niveaux variables de l'avant-dernier segment. Il faut souligner ici que l'abdomen des Hymenosomatidae, aussi bien mâle que femelle, ne comporte qu'un nombre réduit de segments et qu'il est souvent difficile de discerner la trace de la soudure des somites. Par exemple, dans les genres *Halicarcinus* White et *Elamena* H. Milne Edwards, dont nous avons observé plusieurs espèces, l'abdomen est formé de six segments : nous supposons que le sixième segment abdominal et le telson ont fusionné. C'est un processus rare, mais cela expliquerait la position atypique des fossettes, qui, de ce fait, appartiendraient bien au sixième segment de l'abdomen.

La disposition des fossettes est très remarquable chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (*cf.* pl. 20, fig. 8 ; pl. 23, fig. 6) : ce sont deux saillies latérales, très visibles extérieurement, à la base du

Source : MNHN, Paris

dernier « segment », et en partie *mobiles* ; la forme de ce dernier segment et la position des fossettes rendent plausible l'hypothèse des segments 6 + 7 fusionnés.

Le développement larvaire, étudié par Boschi et *al.* (1969) chez *Halicarcinus planatus* en Argentine, montre une réduction de l'abdomen chez les zoés (*loc. cit.*, fig. 1) et chez le stade appelé mégalope par ces auteurs, mais qui correspond plutôt à un jeune stade Crabe (reproduit ici fig. 30B) : l'abdomen semble n'avoir que 6 segments.

Dans la diagnose du genre *Rhynchoplax* Stimpson *char. emend.*, Sakai (1938*a*, p. 197) signale un abdomen composé de six segments, par suite de la fusion du sixième segment et du telson. En revanche, chez *Neorhynchoplax* Sakai, le même auteur (*ibid.*, p. 200) observe la fusion des segments abdominaux 3-4-5. Nous n'avons pas examiné ces genres : il serait intéressant de savoir où sont situées les fossettes sous-abdominales.

Chez tous les genres d'Hymenosomatidae, l'étude des stades larvaires se révélera certainement très utile pour obtenir des indices sur les affinités de la famille et, de façon plus particulière, pour assister à l'apparition des divers caractères, notamment ceux de l'abdomen.

Il semble que l'appareil d'accrochage ne soit pas présent chez tous les Hymenosomatidae : par exemple nous ne l'avons constaté chez aucun de nos *Hymenosoma orbiculare* Desmarest.

Les femelles pubères d'Hymenosomatidae possèdent une cavité incubatrice qui couvre une moyenne (*Elamenopsis* A. Milne Edwards) ou une très grande partie (*Halicarcinus*, *Elamena*, etc.) du plastron sternal. N'ayant pas vu suffisamment de matériel, nous ignorons comment se présente le dispositif en question chez les femelles impubères.

11. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, VESTIGIAL OU DISPARU*

Ocypodidae (*sensu* Balss) (*pro parte*)

La plupart des représentants de cette famille se tiennent sur les grèves sableuses ou vaseuses, principalement dans les régions tropicales, creusent des terriers, et certains (genre *Uca* Leach) ont des mœurs grégaires, avec des phases de comportement, notamment des parades sexuelles, très élaborées, qui dénotent un haut niveau d'évolution.

Chez plusieurs genres d'Ocypodidae, l'appareil d'accrochage manque.

Dans la sous-famille des Ocypodinae, qui contient principalement le genre *Uca* Leach et le genre *Ocypode* Weber, nous n'avons observé de dispositif spécial chez aucune des espèces d'*Ocypode* que nous avons examinées. La cavité sterno-abdominale est large et très profonde. Dans le genre *Ocypode*, la pointe du telson repose sur une partie moins excavée et aux bords surélevés, parfois sous forme d'une crête granuleuse qui constitue une sorte de butée (*cf. Ocypode cursor* : pl. 18, fig. 7).

Dans le genre *Uca*, la pointe du telson aboutit dans une zone très profonde, tronquée en avant et souvent soulignée par une crête : l'abdomen est bien maintenu en place. Aucune trace d'appareil de fixation n'est visible sur le sternite 5 et il n'y a pas, non plus, de fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal. Nous avons regardé un grand nombre d'espèces (*cf. Uca maracoani maracoani*) : l'absence d'appareil d'accrochage nous a semblé être la règle, tout au moins à première vue. Un genre, pourtant, est peut-être l'exemple d'un cas où le crochet est vestigial. En effet, chez *Uca tangeri* (Eydoux) (pl. 18, fig. 1), le bord de la cavité sterno-abdominale est longé par quelques granules arrondis ; l'un d'entre eux, situé sur le sternite 5 près de la suture 4/5, est un peu plus gros et pourrait être un crochet vestigial, auquel ne correspond, par ailleurs, aucune fossette.

Nous avions d'abord pensé que, chez les Ocypodinae, le dispositif de fixation de l'abdomen avait disparu et était remplacé par un autre système, musculaire ou autre. Or, nous avons trouvé chez certains *Uca* un mécanisme différent de tout ce que nous avons vu jusqu'à présent et qui semble bien correspondre à un dispositif de maintien de l'abdomen contre le sternum thoracique. Nous l'avons principalement observé chez les *Uca* du sous-genre *Minuca* créé par Bott en 1954 (voir nº 12).

Source : MNHN, Paris

Dans la sous-famille des Macrophthalminae, certains membres possèdent un appareil d'accrochage du type bouton-pression ; chez d'autres, il est vestigial ; ailleurs, enfin, il est absent.

Dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, *M. latreillei* Desmarest (pl. 18, fig. 4, 5) offre non seulement un système bouton-pression fonctionnel (crochet sur le sternite 5 près de la suture 4/5, fossette dans la moitié antérieure du sixième segment abdominal), mais aussi un bord flexueux qui épouse des proéminences complémentaires à la lisière de la cavité abdominale, notamment sur les sternites 6 et 7. Chez *M. milloti* Crosnier et chez *M. consobrinus* Nobili, le bouton-pression est similaire (les fossettes sont visibles extérieurement à une convexité à la base de l'avant-dernier segment abdominal) et paraît efficace, mais la coaptation abdomen-cavité sternale n'est pas si marquée. Chez *M. kempi* Serène, les fossettes sont particulièrement apparentes et, à leur niveau, le segment abdominal s'élargit beaucoup.

D'autres espèces de *Macrophthalmus* nous montrent des exemples de crochets très peu marqués, donc d'un dispositif sans doute peu efficace, et même de crochets complètement disparus. Ainsi, chez *M. parvimanus* A. Milne Edwards, le crochet est minuscule, la fossette peu creusée. Chez *M. japonicus* de Haan, le dispositif est absent, aussi bien dans sa partie sternale que dans sa partie abdominale. Il faudrait vérifier si chez ces Macrophthalminae l'appareil est absent à toutes les tailles du mâle ou, plutôt, s'il ne disparaît pas lorsque certaines dimensions sont acquises.

Dans le genre *Euplax* H. Milne Edwards, notamment *E. tridentata* A. Milne Edwards, il semble qu'il n'existe aucun appareil d'accrochage.

La troisième sous-famille qui compose les Ocypodidae (*sensu* Balss), à savoir les Scopimerinae, est particulière pour la question qui nous intéresse, en raison de la position du sixième segment abdominal par rapport au sternite 5. En effet, l'abdomen mâle est très allongé et son avant-dernier segment n'est pas toujours en face du sternite 5, habituellement porteur des fossettes.

Dans le genre *Dotilla* Stimpson, deux cas peuvent se présenter : lorsque la base du sixième segment de l'abdomen passe en avant de la suture 4/5 et que ce segment abdominal ne peut donc s'appliquer contre le sternite 5, il n'y a pas de crochet (par exemple, *Dotilla sulcata* Hilgendorf). Quand le sixième segment se place un peu plus bas, donc en correspondance avec le sternite 5, un petit crochet est présent à la limite de la suture 4/5 ; toutefois, aucune fossette n'est bien visible à la base du sixième segment : par exemple, *D. fenestrata* Hilgendorf, *D. wichmanni* de Man (pl. 19, fig. 4).

Chez *Scopimera* de Haan (*cf.* pl. 26, fig. 6), notamment *S. pilula* Kemp, il existe un minuscule crochet sur le sternite 5, près de la suture 4/5, mais aucune fossette ne semble être creusée sur le mince tégument abdominal.

Chez les Scopimerinae, l'abdomen mâle pénètre dans une profonde cavité sternale et les bords de ces régions anatomiques sont bien coaptés.

Chez les Camptandriinae, quatrième sous-famille d'Ocypodidae reconnue définitivement par Serène (1974), un bouton-pression est présent chez toutes les espèces que nous avons examinées dans les genres *Paracleistostoma* de Man (*cf.* pl. 26, fig. 4, 5) et *Tylodiplax* de Man.

Grapsidae (*pro parte*)

Tous les Grapsinae (*Grapsus tenuicrustatus* : pl. 20, fig. 1, 2) et tous les Plagusiinae (*Plagusia glabra* : pl. 18, fig. 9, 10 ; *Percnon affine* : pl. 23, fig. 2, 3) possèdent, à notre connaissance, un dispositif fonctionnel chez les mâles durant toute leur vie et chez les femelles tant qu'elles sont immatures. La perte de l'appareil d'accrochage est un bon indice chez les femelles que la mue de puberté est atteinte, parfois peu marquée chez ces Crabes.

La plupart des Varuninae sont équipés d'un système bouton-pression (voir n° 5), mais le genre *Cyrtograpsus* Dana, par exemple, en semble dépourvu : l'apex des pléopodes 1 couvre le sternite 5 et il n'y a pas de place pour un crochet.

En revanche, les mâles de certaines Varuninae, dont le genre *Eriocheir* de Haan (*cf. supra*, n° 5, et pl. 23, fig. 1), et de nombreux Sesarminae disposent jusqu'à une certaine taille d'un système bouton-pression permettant l'accrochage, qui devient par la suite vestigial et inefficace (genre *Sesarma*

Source : MNHN, Paris

s. l., *pro parte*). Certains Sesarminae en sont complètement dépourvus durant toute leur vie (genres *Cyclograpsus*, *Metaplax*, *Aratus*, *Helice* : liste non exhaustive). Chez les *Sesarma*, où l'appareil devient non efficace à une certaine taille, il se produit chez les mâles le même phénomène que chez les femelles qui, systématiquement, n'ont plus un appareil d'accrochage efficace après la mue de puberté, seulement parfois des éléments vestigiaux.

GECARCINIDAE (appareil facultatif selon les genres)

Les Gecarcinidae, Crabes terrestres, possèdent un large plastron, creusé d'une profonde cavité sternale, délimitée en avant par un bord cristiforme. L'abdomen mâle s'insère parfaitement dans cette cavité et le telson bute contre la crête terminale.

Il n'existe un appareil spécial de fixation que dans les genres *Gecarcinus* Leach, *Epigrapsus* Heller et *Gecarcoidea* H. Milne Edwards (nous n'avons pas examiné le genre *Discoplax* A. Milne Edwards). Chez ces Crabes nous avons observé une paire de protubérances plus ou moins saillantes, parfois obliques, disposées sur le sternite 5 et recouvertes de soies.

La partie qui, sur le sixième segment abdominal, correspondrait à ces saillies devrait se situer dans la moitié postérieure et ne pas occuper, comme d'ordinaire, le bord de l'abdomen, dont la largeur, à ce niveau, dépasse l'écart qui sépare les crochets. En fait, nous n'avons pas vu les fossettes habituelles, ni pu procéder nous-même à l'accrochage. Le dispositif ne paraît guère fonctionnel (c'est pourquoi les Gecarcinidae pourraient entrer dans la catégorie n° 4, aux côtés de *Thia residua*). Tous les *Gecarcinus* examinés sont dans ce cas : *G. ruricola* (Linné), *G. weileri* (Sendler). Chez *G. planatus* Stimpson (pl. 19, fig. 11), la paire de saillies sternales, obliques, est particulièrement saillante et, pourtant, rien ne semble lui correspondre à la face inférieure du sixième segment de l'abdomen (pl. 23, fig. 10). Il serait souhaitable de vérifier ces informations sur des individus de toutes tailles.

Le genre *Epigrapsus* Heller, représenté par des espèces de petite taille, offre des saillies sternales assez développées. Extérieurement, sur le bord de l'abdomen, moins élargi à ce niveau que chez *Gecarcinus*, on décèle une légère convexité ; néanmoins, il ne semble pas qu'il y ait de fossettes typiques à la face inférieure du sixième segment.

Le genre *Gecarcoidea* H. Milne Edwards, comme les Gecarcinidae précédents, offre une crête incurvée qui termine en avant la profonde cavité sternale. Une grosse protubérance, surmontée d'un tubercule (ce dernier point à vérifier), sort de part et d'autre sur le sternite 5, dans la cavité. Nous nous demandons si un modelage quelconque se réalise avec la face inférieure de l'abdomen, car aucune fossette, délimitée par un bourrelet, n'est visible. Somme toute, il n'est pas étonnant de ne trouver absolument aucun appareil de fixation chez d'autres Gecarcinidae.

Le genre *Cardisoma* Latreille, aussi bien *C. carnifex* (Herbst), *C. hirtipes* Dana, *C. guanhumi* Latreille que *C. rotundum* (Quoy et Gaimard), ne possède qu'une touffe de soies (analogues à celles qui longent la lisière de la cavité sternale) à l'emplacement des protubérances présentes chez *Gecarcinus*. Chez *Cardisoma*, la cavité sternale est disposée comme dans le genre *Gecarcinus*, avec une crête terminale, en avant du telson.

Le genre *Ucides* Rathbun (= *Œdipleura*[1] Ortmann), représenté par de très grosses espèces, ne possède aucun appareil d'accrochage spécial. Mais l'abdomen s'emboîte parfaitement dans la cavité sternale ; notamment, la partie postérieure du sixième segment et le telson, très réduit, s'insèrent et s'encastrent dans un rétrécissement marqué de l'extrémité de la cavité, délimitée latéralement par un bord épais et poilu, le tout « verrouillant » presque l'abdomen.

MICTYRIDAE (appareil d'accrochage absent)

Chez ces Crabes très spécialisés, profondément modifiés par leur mode de vie et dont nous avons longuement décrit le sternum thoracique (fig. 29), il n'y a pas de cavité sternale bien délimitée : seu-

1. Ne serait pas un Gecarcinidae mais un Ocypodidae : *cf.* chapitre VI.

Source : MNHN, Paris

lement une déclivité qui, du pourtour, gagne le centre, mais sans rebord net, tout au moins latéralement ; antérieurement, une crête sétifère marque l'emplacement de la partie distale de l'abdomen ; au milieu, une dépression un peu plus accusée. L'abdomen repose sur la partie presque plane du plastron, toute la région antérieure de celui-ci étant en contrebas. Le premier segment abdominal est comme « enchâssé » entre les deux sternites 8 bien développés, qui offrent une assez vaste portion exposée entre les coxae des p5. Les bords du deuxième segment sont coaptés avec les bords correspondants du sternum, qui forment une sorte d'épaulement (fig. 29C). Les segments suivants, tous libres, vont en s'élargissant et forment une lame large et foliacée qui ne se coapte pas avec le plastron. Le telson, réduit, vient buter contre la crête qui partage transversalement le sternite 4.

Il n'y a aucun système d'accrochage. L'abdomen est très mobile, quoique toujours en position de repli contre le sternum ; des soies abondantes tout autour de l'abdomen constituent une semi-protection.

La disposition est similaire chez la femelle, le dimorphisme sexuel étant — rappelons-le — peu marqué dans ce genre. En effet, tel qu'il se présente chez le mâle, l'abdomen paraît assez large pour recouvrir la ponte.

Les habitudes alimentaires des Mictyridae, qui pendant de longs moments filtrent de grandes quantités de sable pour en extraire des particules organiques, font que l'intestin est toujours gonflé de sable, à la face inférieure de l'abdomen. Une application étroite de l'abdomen contre la surface sternale ne serait-elle pas gênante ? Par ailleurs, la défécation (bien qu'elle ne nécessite sans doute pas le décrochage de l'abdomen dans le cas où il est fermement fixé par un système quelconque) est certainement abondante et fréquente chez les Mictyridae ; l'abdomen complètement libre contribue sans doute à la faciliter.

12. *CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; SUR LE STERNITE 4, UNE PAIRE DE CRÊTES DE RÉTENTION FORMANT UN CRAN D'ARRÊT QUI BLOQUE LE TELSON DANS SA PARTIE BASALE*

Ocypodinae (*pro parte*) : sous-genre *Minuca* du genre *Uca* Leach, ainsi que quelques autres espèces d'*Uca*

Alors qu'un grand nombre d'*Uca* ne possèdent aucun appareil d'accrochage (voir nº 11), certaines espèces ont développé un système de rétention de l'abdomen, unique chez les Brachyoures par sa forme et sa topographie.

La crête, en arc de cercle, qui, souvent, marque la partie antérieure de la cavité sterno-abdominale, s'interrompt, de part et d'autre, sur le bord de cette dernière : entre autres, chez *Uca tangeri* (Eydoux) (pl. 18, fig. 1) et *Uca vocans vocans* (Linné). Mais, dans certains cas, la crête pénètre dans la cavité sternale : il y a alors, à la surface du sternite 4, sur les flancs de la dépression sternale, deux petites crêtes symétriques, transversales, parfois même incurvées vers le haut à leur extrémité interne. Lorsque le telson se rabat en s'enfonçant profondément, sa partie basale est maintenue par le cran d'arrêt que constituent les deux crêtes.

Nous avons observé cette disposition particulière chez plusieurs espèces, qui, pour la plupart, appartiennent au sous-genre *Minuca* Bott, 1954. La subdivision du grand genre *Uca* en de très nombreux sous-genres par Bott (1954 ; 1973) se base principalement sur la forme du front et la morphologie des pléopodes sexuels. Aucune allusion n'est faite à propos de la forme de la crête distale de la cavité sternale ni d'un quelconque dispositif de rétention du telson [1].

Le dispositif de cran d'arrêt existe chez tous les *Uca* (*Minuca*) reconnus par Bott que nous avons pu examiner : à savoir *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith), typique du sous-genre, *U.* (*M.*) *thayeri thayeri* Ratbbun, *U.* (*M.*) *festae* Nobili, *U.* (*M.*) *stenodactylus* (H. Milne Edwards et Lucas), *U.* (*M.*)

1. Dans son ouvrage monumental sur le genre *Uca*, Crane (1975, p. 154) n'a pas utilisé cette caractéristique du sous-genre *Minuca* ; du reste, cet auteur ne décrit pas le plastron sternal, même lors de la création de nouvelles catégories taxonomiques.

Source : MNHN, Paris

leptodactylus Rathbun. Si les *Minuca* se révèlent posséder tous cette particularité morphologique et éthologique, la division établie par Bott se trouvera renforcée.

Nous avons trouvé ce même dispositif chez *U. triangularis* (A. Milne Edwards), *Uca annulipes* (H. Milne Edwards), *Uca lactea* (de Haan), formes dont l'attribution sous-générique [1] n'est pas encore déterminée avec certitude. Une étude détaillée de ce caractère chez tous les *Uca* s'avère indispensable sur la base des ouvrages de Bott et de Crane (*loc. cit.*). Il est certain que l'examen comparatif du sternum thoracique montrera des différences, ainsi qu'en témoignent dès à présent nos figures d'*Uca tangeri* (pl. 18, fig. 1), d'*U. maracoani maracoani* (pl. 18, fig. 2) et d'*U. thayeri thayeri* (pl. 18, fig. 3).

Dans tous les cas d'appareil d'accrochage cités précédemment (n° 1 à 10), le crochet, la protubérance, ou autre différenciation servant à fixer l'abdomen, était situé sur le sternite 5 (à noter seulement une saillie supplémentaire sur le sternite 4 chez les Pinnoteridae). Par ailleurs, cet organe sternal ne semblait provenir d'aucun organe préexistant. Ici, dans le cas des *Uca* (*Minuca*) et aff., les petites crêtes transversales, qui forment un cran d'arrêt, sont le prolongement de la crête qui entoure le sommet de la cavité sterno-abdominale. En ce qui concerne l'autre élément de la coaptation, ce n'est plus une fossette ou une encoche au niveau du sixième segment abdominal : il y a blocage de la partie basale du telson, après qu'il se soit inséré profondément dans la cavité sternale.

Tableau 5. La cavité sterno-abdominale chez les Brachyoures sternitrèmes et les diverses modalités d'accrochage de l'abdomen

1. Cavité sterno-abdominale absente et pas de dispositif d'accrochage		
Corystidae (*sensu* Balss, 1957)		*Corystes*
		Pseudocorystes
2. Cavité sterno-abdominale présente mais pas d'appareil d'accrochage ; aucune coaptation spéciale sternum-abdomen		
Calappidae (*pro parte*)	Orithyinae	*Orithyia*
3. Cavité sterno-abdominale peu prononcée ; appareil d'accrochage présent, du type bouton-pression, mais non fonctionnel		
Corystidae (*sensu* Balss, 1957)		*Nautilocorystes*
4. Cavité sterno-abdominale présente ; appareil d'accrochage, du type bouton-pression, présent mais non fonctionnel		
a) Non-coïncidence des deux éléments sternal et abdominal		
Belliidae (*pro parte*)		*Bellia*
Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957)	Atelecyclinae	*Peltarion*
b) Fossettes abdominales rudimentaires, voire absentes		
Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957)	Thiinae	*Thia* (*pro parte*)
5. Cavité sterno-abdominale présente ; appareil d'accrochage, du type bouton-pression, fonctionnel		
Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957)	Thiinae (*sensu* Balss)	*Thia* (*pro parte*)
— —		*Kraussia*
— —	Atelecyclinae	*Atelecyclus*
		Erimacrus, Telmessus
		Trachycarcinus
Belliidae (*pro parte*)		*Corystoides, Acanthocyclus, Heterozius*
Cancridae		*Cancer, Perimela*
Portunidae		Tous
Majidae		Tous

1. Ces dernières espèces appartiennent au sous-genre *Celuca*, créé par Crane (1975, p. 211) : il conviendra de vérifier si toutes les espèces de cette catégorie possèdent un dispositif de rétention analogue à celui du sous-genre *Minuca*.

Source : MNHN, Paris

Parthenopidae		Tous
Dorippidae		*Dorippe, Ethusa*
Calappidae (*pro parte*)	Calappinae	Tous
—	Matutinae	*Matuta*
Parthenoxystomata (*cf.* GUINOT, 1966-1967)		*Osachila, Hepatus, Hepatella, Actaeomorpha, Aethra*
Xanthidae	Xanthinae	Tous
—	Actaeinae	Tous
—	Trichiinae	Tous (*cf.* GUINOT, 1976)
—	Carpiliinae	*Carpilius*
—	Polydectinae	*Polydectus, Lybia*
—	Platyxanthinae	*Platyxanthus, Pelaeus, Homalaspis*
—	Menippinae	Tous
—	Pilumninae	Tous
—	Trapeziinae	Tous
—	Panopeinae	Tous
Potamidae		Tous (à vérifier)
Ocypodidae (*pro parte*)	Macrophthalminae	*Macrophthalmus* (*pro parte*)
—	Scopimerinae	*Dotilla* (*pro parte*)
—	Camptandriinae	*Paracleistostoma, Tylodiplax*
Grapsidae	Grapsinae	*Grapsus, Pachygrapsus, Geograpsus, Metagrapsus, Goniopsis*
—	Varuninae (*pro parte*)	*Varuna, Brachynotus, Tetragrapsus, Eriocheir* (jusqu'à une certaine taille)
—	Sesarminae (*pro parte*)	*Sesarma* (*pro parte* et jusqu'à une certaine taille)
—	Plagusiinae	*Plagusia, Percnon*
Palicidae		*Palicus*
Hexapodidae		*Hexapus* s.l.

6. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ; PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE SPÉCIAL MAIS COAPTATION, VOIRE « ADHÉRENCE », DE L'ABDOMEN AVEC LES BORDS DE LA CAVITÉ

Leucosiidae (*pro parte*)	Ebaliinae	*Ebalia, Lithadia*
		Nucia
—	Cryptocnemninae	*Cryptocnemus*
—	Philyrinae (*pro parte*)	*Iphiculus, Pariphiculus*

7. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN (ADHÉRENCE) ; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL

Leucosiidae (*pro parte*)	Philyrinae (*pro parte*)	*Philyra, Ilia*
—	Leucosiinae	*Leucosia*

8. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE ; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL (SAILLIE + ENCOCHE SUR LE STERNITE 5 ; ANGLES LATÉRO-POSTÉRIEURS DU SIXIÈME SEGMENT ABDOMINAL DE FORME PARTICULIÈRE)

Retroplumidae	*Retropluma*

9. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ; DOUBLE APPAREIL D'ACCROCHAGE (UNE PAIRE DE GROSSES PROTUBÉRANCES SUR LE STERNITE 5 ET UNE PAIRE DE SAILLIES PLUS PETITES SUR LE STERNITE 4)

Pinnoteridae (*pro parte*)	*Pinnoteres, Ostracoteres, Tritodynamea* ; chez *Pinnixa*, un dispositif simple, sur le sternite 5 seulement

Source : MNHN, Paris

10. Cavité sterno-abdominale excavée ; appareil d'accrochage bouton-pression atypique en raison de la position des fossettes sous-abdominales

Hymenosomatidae		*Hymenosoma* (? *pro parte*), *Halicarcinus* *Elamena*

11. Cavité sterno-abdominale présente ; appareil d'accrochage présent, vestigial ou disparu

Ocypodidae (*pro parte*)	Ocypodinae (*pro parte*)	*Ocypode*
		Uca (*pro parte*)
—	Macrophthalminae (*pro parte*)	*Macrophthalmus* (*pro parte*), *Euplax*
—	Scopimerinae (*pro parte*)	*Dotilla* (*pro parte*)
Grapsidae (*pro parte*)	Varuninae (*pro parte*)	*Cyrtograpsus*
—	Sesarminae	*Sesarma* (*pro parte*)
		Cyclograpsus, *Metaplax*, *Aratus*, *Helice*
Gecarcinidae		*Cardisoma*, *Ucides* (chez *Gecarcinus*, *Epigrapsus* et *Gecarcoidea* [1], appareil, semble-t-il, non fonctionnel)
Mictyridae		*Mictyris*

12. Cavité sterno-abdominale présente ; sur le *sternite 4* une paire de crêtes de rétention formant un cran d'arrêt qui bloque le telson dans sa partie distale

Ocypodidae (*pro parte*)	Ocypodinae (*pro parte*)	*Uca* (*pro parte*)

IV. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN AU COURS DE LA CROISSANCE

On ne sait pas à quel stade de la vie du Crabe apparaît l'appareil de fixation de l'abdomen. Les carcinologistes qui étudient le développement ne semblent pas prêter attention à ce caractère ; notre ignorance est totale quant à l'appareil d'accrochage chez la mégalope et chez les jeunes stades Crabes. Pourtant, la connaissance de la morphogenèse des crochets et des fossettes nous paraît importante. L'étude de l'origine des fossettes abdominales serait des plus intéressantes : à partir de quelle formation embryonnaire prennent-elles naissance ? Les crochets ne sont issus d'aucun organe préexistant : ils apparaissent simplement sur la paroi du sternite 5, tout au moins chez les Crabes sternitrèmes. Il n'en est pas de même pour les fossettes sous-abdominales. Selon l'hypothèse de Pérez (1928*b*) qui se base sur l'examen de *Dromia*, celles-ci se développeraient à partir des uropodes vestigiaux. Or, Pérez, a dû voir seulement la Dromie commune des côtes françaises, *Dromia personata* (Linné) = *Dromia vulgaris* H. Milne Edwards (*cf.* Forest, 1974, p. 76), où les uropodes, étalés transversalement, sont impliqués dans le maintien de l'abdomen, en venant buter sur les saillies coxales des deuxièmes péréiopodes. Nous avons montré que, à l'intérieur même des Dromiidae, les uropodes ne jouaient parfois aucun rôle dans l'accrochage de l'abdomen. La supposition que les fossettes des Brachyoures sternitrèmes dérivent des uropodes et qu'une migration les a entraînées sur le sixième segment abdominal est à revoir soigneusement.

Pour que coïncident les parties sternale et abdominale du dispositif, la croissance du sternum thoracique et celle de l'abdomen doivent être proportionnelles. C'est ce qui se passe généralement chez le mâle durant toute sa vie et chez la femelle jusqu'à une certaine étape de sa croissance. Le phénomène se présente avec un synchronisme parfait.

La croissance discontinue des Brachyoures, au travers des mues, fait paraître plus remarquable la coïncidence des deux parties distinctes, qui se développent séparément et vont entrer en contact.

1. Serait un Ocypodidae, *cf.* p. 214.

Source : MNHN, Paris

Il faudrait étudier des populations entières pour connaître le pourcentage de cas « anormaux » d'accidents. Au cours de nos études systématiques nous avons rencontré peu d'exemples de Crabes où le dispositif présente un défaut dans l'une ou l'autre de ses parties. Nous citerons le cas d'un *Atelecyclus rotundatus* (Olivi), mâle de 34 × 35,5 mm, par ailleurs bien conformé : les deux crochets sont situés trop latéralement sur le sternite 5 et également un peu trop en avant pour que les fossettes, normalement creusées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, puissent venir les coiffer (pl. 23, fig. 9). Une croissance allométrique est à l'origine de ce décalage. Un spécimen à dispositif fonctionnel est figuré pl. 9, fig. 4, 5.

Il existe aussi des cas de crochets développés d'un seul côté. Cela peut être un accident. Mais on peut raisonnablement penser que l'absence de l'un de ces crochets se manifeste plus fréquemment dans les groupes de Crabes où le dispositif n'existe pas chez tous les représentants (genres et espèces) et montre une tendance à disparaître au cours de la croissance. Par exemple, chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), où le crochet est minuscule et la fossette oblitérée, le crochet peut manquer d'un côté (pl. 23, fig. 1).

Nous avons vu que dans le genre *Bellia* H. Milne Edwards, chez les grands spécimens mâles, il n'y avait pas d'accrochage par suite de la brièveté de l'abdomen : il faudrait vérifier s'il en est de même à une taille inférieure. La non-correspondance, tout au moins chez *Bellia picta* H. Milne Edwards, est peut-être fonction de la taille de l'animal considéré.

Il est possible qu'à une taille devenue très grande il y ait des modifications anarchiques, par suite d'un défaut dans la croissance relative sternum-abdomen. C'est le cas d'un *Dairoides kussi* de très grande taille (55 × 71 mm) où les crochets sont externes par rapport aux fossettes, l'abdomen étant trop étroit (*cf.* fig. 27A) ; chez un spécimen plus petit, de 59 mm de large, appartenant au même échantillon, crochets et fossettes sont face à face. Il n'est pas étonnant que chez des individus âgés, ayant accompli un grand nombre de mues, la coaptation perde, accidentellement, de sa perfection.

Typiquement, l'appareil de maintien de l'abdomen existe chez les mâles durant toute leur vie et chez les femelles seulement jusqu'à la mue de puberté. Mais nous avons rencontré le cas du genre *Sesarma* Say *s.l.* où l'appareil est facultatif. Chez certaines *Sesarma*, l'appareil est absent quelle que soit la taille du mâle envisagé. Il semblerait que ces espèces soient nanties de pléopodes sexuels 1 longs qui couvrent tout le sternite 5, donc la portion sternale où normalement se développe le crochet.

En revanche, chez d'autres *Sesarma*, le crochet et la fossette ne sont présents que chez les mâles de petite taille ; ils deviennent vestigiaux après une certaine mue. Ces espèces semblent caractérisées par un pli court qui laisse à nu une partie du sternite 5. Chez ces mâles à dispositif devenant inefficace au-delà d'une taille donnée, il se passe en définitive le même phénomène que chez les femelles.

Eriocheir sinensis (H. Milne Edwards) possède un appareil d'accrochage de l'abdomen fonctionnel jusqu'à une certaine taille seulement : chez le mâle ne dépassant pas 20 mm de large et chez la femelle ne mesurant pas plus de 12 mm de large (Hoestlandt, 1940 ; 1948). Le mâle décroche donc son abdomen à une certaine époque, assez précoce, de sa vie ; la femelle le décroche bien avant la mue de puberté.

Il faudrait fixer à quelle mue, pour chaque espèce, se réduit le système d'accrochage chez le mâle.

Mentionnons un autre exemple : celui des Gecarcinidae où toutes les espèces connues d'un genre ont un dispositif sternal d'accrochage et où toutes les espèces de tel autre genre en sont dépourvues. Il faut toutefois noter que, même chez les espèces dotées de protubérances sternales, le dispositif n'est guère ou pas du tout fonctionnel car — au moins sur le matériel que nous avons vu — les fossettes correspondantes sont rudimentaires ou absentes. Il serait souhaitable de vérifier ces observations sur des spécimens mâles de petite taille.

V. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE CHEZ LA FEMELLE

Contrairement à ce qu'ont écrit certains carcinologistes, l'appareil d'accrochage de l'abdomen qui existe chez la jeune femelle ne disparaît pas brutalement après une certaine mue mais, au con-

Source : MNHN, Paris

traire, persiste après la mue de puberté et même lorsqu'il y a pleine maturité sexuelle. Nous avons vu de nombreux cas de femelles ovigères portant encore un crochet sternal, plus ou moins atrophié ou modifié.

Les deux éléments, sternal et abdominal, sont pareillement conformés et croissent de la même façon chez la femelle comme chez le mâle, jusqu'à une certaine étape de la vie. La femelle tient son abdomen « boutonné » pendant une partie de son développement post-larvaire, pendant sa vie prépubérale. Tant que l'abdomen femelle croît avec le même taux que l'abdomen mâle et a, de ce fait, la même morphologie, il n'y a aucune différence entre mâle et femelle dans l'état de développement et dans la position des deux parties du dispositif d'accrochage.

Lorsque la croissance relative de l'abdomen de la femelle s'amplifie (par allométrie), avec un taux de croissance en largeur supérieur à celui du sternum thoracique, la coïncidence entre crochet sternal et fossette abdominale devient impossible. L'accrochage ne peut plus se réaliser. Pendant un certain temps toutefois, la distance entre les crochets demeure proportionnelle à l'écart entre les fossettes (croissance isométrique : *cf. Callinectes sapidus* Rathbun : pl. 24, fig. 1, 2). Kollmann (1937) a bien étudié chez *Carcinus maenas* les étapes du processus. Une coïncidence transversale persiste assez longtemps : les fossettes qui, normalement, auraient dû être entraînées par l'élargissement de l'abdomen et donc dû dépasser latéralement les crochets, abandonnent le bord de l'abdomen et reculent vers la ligne médiane : *cf. Chlorinoides longispinus* (de Haan) (pl. 17, fig. 5) ; *Tritodynamea horvathi* Nobili (pl. 13, fig. 8). L'accrochage est encore possible. Dans le sens longitudinal, les fossettes sont ramenées vers l'avant par l'allongement de l'abdomen, et il arrive un stade où elles dépassent les crochets.

L'abdomen élargi peut être « boutonné » aussi longtemps que les femelles se trouvent entre deux tailles à peu près fixes, qui sont susceptibles d'être déterminées pour chaque espèce ; à une taille un peu plus élevée, l'accrochage n'est plus qu'exceptionnel ; au-delà d'une taille donnée (taille extrême d'accrochage), l'accrochage devient impossible pour l'une des raisons suivantes : a) l'écart entre les deux éléments ne permet plus la coïncidence ; b) les pléopodes se sont beaucoup développés et empêchent l'application du pléon ; c) il y a défaut de développement des crochets ou des fossettes ; d) plusieurs de ces causes peuvent intervenir simultanément. A l'intérieur d'une même espèce, la taille à laquelle l'abdomen femelle ne s'accroche plus est variable ; les différences individuelles sont importantes. Ce phénomène est normal puisqu'il existe des différences dans les proportions des adultes. Mais les tailles extrêmes permettant encore l'accrochage et la taille à laquelle ce dernier devient impossible peuvent être calculées statistiquement et sont spécifiques.

C'est Pérez (1928*a* ; 1928*b* ; 1929*a* ; 1929*b* ; 1929*c*) qui a défini la mue de puberté chez la femelle par le décrochage de l'abdomen : l'abdomen se décolle du plastron sternal ; peu après, les pléopodes perdent leur aplatissement et acquièrent une pilosité développée. La mue de puberté n'est pas aisée à déterminer chez les mâles. Il est probable que, chez les espèces où, dans le sexe femelle, la mue de puberté est la dernière, il en va de même pour le sexe mâle.

Démeusy et Vernet-Cornubert (1955) définissent, chez *Carcinus maenas* (Linné), la mue de puberté comme étant celle où se produit le premier accouplement et notent que, seul, le décrochage de l'abdomen coïncide de façon péremptoire avec la première copulation : le décrochage de l'adbomen est l'indice capital pour situer la mue de puberté.

Hartnoll (1965, p. 144) pense que la disparition de l'appareil d'accrochage chez la femelle fournit un excellent indice que la mue de puberté est atteinte : cela est d'autant plus valable pour les Crabes Grapsoïdes étudiés par cet auteur, chez lesquels cette mue ne s'accompagne pas toujours de changements importants dans la morphologie et n'est pas spécialement marquée.

Les recherches de Pérez (1933*a* ; 1933*b*) et de Vernet-Cornubert (1958) chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) nous apprennent que les petites femelles juvéniles présentent un appareil d'accrochage analogue à celui des mâles ; puis, cet appareil régresse progressivement au cours des différentes mues que vont effectuer les femelles ; les boutons thoraciques persistent, atrophiés, non fonctionnels ; brusquement, à une mue qui les fait passer à la forme adulte, ovigère, l'appareil disparaît complètement.

Chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), les caractères sexuels de la femelle se différencient bien avant la mue de puberté et il y a dissociation des caractères de la puberté ; ainsi, le décrochage de l'abdomen se produit à une très petite taille, à environ 12 mm de large (Hoestlandt, 1940 ; 1948).

Source : MNHN, Paris

L'appareil d'accrochage, devenu inutile, ne disparaît pourtant pas toujours complètement. Nous avons observé chez beaucoup de Crabes, appartenant à des groupes très divers, des crochets persistant chez des femelles matures de grande taille et même chez des femelles portant une ponte.

Il est intéressant d'observer l'évolution du crochet, toujours situé sur le sternite 5, et sa position par rapport à la vulve qui s'ouvre sur le sternite 6. Crochet et vulve sont parfois très proches. C'est le cas par exemple dans le genre *Dorippe* Weber où, chez la femelle, la vulve et le crochet se trouvent presque côte à côte (*cf.* pl. 25, fig. 8, 9). Dans le genre *Calappa* Weber, une femelle certainement pubère, de 54 × 70 mm (pl. 24, fig. 3), montre des crochets encore bien développés et des fossettes correspondantes encore visibles : les éléments sternaux et abdominaux se placent presque en face mais l'accrochage ne peut avoir lieu par suite de leur caractère vestigial ; de plus, les pléopodes épais empêchent l'accolement de l'abdomen contre la paroi sternale.

Une femelle ovigère de *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), de 23,4 × 34 mm (pl. 24, fig. 4, 5), possède une paire de crochets encore bien arrondis et saillants, cachés par l'abondante masse d'œufs.

Chez une femelle d'*Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, à abdomen élargi et pléopodes lamelleux, des crochets déformés persistent sur le sternite 5 au-dessus de larges vulves ; des fossettes sont à l'état vestigial sur le sixième segment : l'accrochage ne peut s'effectuer (pl. 24, fig. 6).

Dans la plupart des cas, le crochet ne se conserve pas tel quel et devient vestigial. Ainsi, chez *Atelecyclus* Leach, deux faibles crochets persistent à la base du sternite 5, non loin des vulves qui s'ouvrent au sommet du sternite 6.

Dans d'autres cas, le crochet se transforme en une saillie de forme aberrante. Ainsi, chez *Plagusia glabra* Dana, dont le mâle porte une paire de crochets gros et cornés (pl. 18, fig. 9), la femelle ovigère (pl. 18, fig. 10, 11) montre une suture 5/6 proéminente, avec une énorme expansion qui touche presque la vulve ; il n'y a pas de fossette à la face inférieure du large abdomen.

Chez d'autres espèces, le crochet sternal se transforme en bourrelet chez les femelles pubères. C'est par exemple le cas de *Bellia picta* H. Milne Edwards, où une femelle ovigère offre un bourrelet corné sur la suture 5/6, juste au-dessus de la grosse vulve (fig. 39C).

Ces quelques exemples de crochets persistant, de façon plus ou moins modifiée, chez des femelles ayant atteint une pleine maturité sexuelle, doivent être cependant assez peu répandus. En règle générale, les deux éléments de coaptation tendent à disparaître complètement : par exemple, *Dacryopilumnus eremita* Nobili (pl. 25, fig. 7) où les crochets ont complètement disparu au-dessus des énormes vulves.

VI. LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE CHEZ LES FEMELLES. FORMATION D'UNE CAVITÉ INCUBATRICE

On sait que chez les Brachyoures, à partir d'une certaine taille, l'abdomen des femelles acquiert une grande largeur qui contraste avec l'étroitesse de l'abdomen mâle. Le sternum thoracique subit également des modifications au cours de la croissance de la femelle et il constitue, lui aussi, un caractère sexuel important. De façon générale, chez le mâle c'est seulement dans la région médiane que le plastron sternal est creusé d'une gouttière longitudinale, relativement étroite, où se logent les deux paires de pléopodes sexuels. Sur cette gouttière se rabat l'abdomen, sensiblement de même forme et même taille que cette dernière, donc le plus souvent peu large et qui est, dans la plupart des cas, maintenu fixé à la paroi sternale par un système d'accrochage.

Chez la femelle immature de petite taille, l'aspect est grosso modo celui du mâle. A une certaine étape de la croissance, l'abdomen de la femelle commence à s'accroître, beaucoup plus que dans le sexe mâle. L'abdomen femelle s'accroît proportionnellement beaucoup plus vite que les dimensions du corps.

La croissance allométrique, en particulier celle des organes sexuels, a été largement étudiée chez les Brachyoures, principalement par Pérez (1929*a* ; 1929*b* ; 1933*a* ; 1936) ; Teissier (1928 ; 1933*a* ; 1933*b* ; 1934*a* ; 1934*b* ; 1935*a* ; 1935*b* ; 1936*a* ; 1936*b* ; 1936*c* ; 1937*a* ; 1937*b* ; 1938 ; 1948 ; 1955) ; Huxley (1932 ; 1936 ; 1950) ; Drach (1933 ; 1934; 1936 ; 1939) ; Huxley et Teissier (1936) ; Guillaume, Tribaud et Teissier (1963).

Source : MNHN, Paris

Les changements dans l'allure de croissance correspondent à certaines étapes, à certaines mues critiques : mue de prépuberté et mue de puberté.

La mue de puberté (nommée mue imaginale) marque généralement le passage à la maturité sexuelle et donne au Crabe les caractères morphologiques définitifs de son sexe.

La maturité sexuelle est atteinte quand le Crabe entre dans l'étape d'intermue au cours de laquelle il devient apte à copuler, c'est-à-dire quand ses gonades sont mûres. Chez le mâle, le critère de la maturité se reconnaît facilement à la présence de spermatozoïdes dans les canaux déférents. Mais il n'y a pas toujours coïncidence entre la maturité des gonades et la mue de puberté, même chez les Oxyrhyncha où cette dernière s'accompagne de changements morphologiques très importants, affectant notamment les chélipèdes (Hartnoll, 1963).

Chez la femelle, tout se passe bien différemment car la copulation peut avoir lieu alors que les ovaires sont immatures et l'ovulation se produire longtemps après l'accouplement. Divers auteurs ont montré que, chez *Carcinus maenas* (Linné), plusieurs mois pouvaient s'écouler entre la mue de puberté et la première ponte. Il n'y aurait pas de liaison entre la mue de puberté et l'activité génitale, l'apparition des caractères sexuels ne dépendrait pas des gonades.

De même, chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), Hoestlandt (1948) n'a pas trouvé de corrélation manifeste entre la mue de puberté et l'activité génitale.

La mue de puberté des femelles est généralement très marquée, car elle entraîne des modifications de l'abdomen, du sternum thoracique, des pléopodes. Mais, parfois, elle est moins manifeste, par exemple chez certains Grapsidae, comme *Aratus pisoni* (H. Milne Edwards) où les seules structures qui montrent un changement accusé sont les pléopodes (Hartnoll, 1965). La mue de puberté peut être considérée comme le départ de la maturité sexuelle chez la femelle. Avant cette mue, la copulation peut être empêchée par des facteurs physiques : par exemple chez les Majidae, les vulves ne s'ouvrent largement qu'à la mue de puberté. Chez les Grapsidae, c'est par une autre voie (présence d'un opercule vulvaire) qu'est inhibé l'accouplement à certaines périodes. Il y a donc, en général, corrélation entre mue de puberté et maturité sexuelle. Les Pinnoteridae font exception, les femelles copulant de façon très précoce et accomplissant ensuite plusieurs mues, dont la mue de puberté (Christensen et McDermott, 1958). De nombreuses études sont encore nécessaires pour saisir l'évolution et les séquences des stades immatures, de la mue de prépuberté, de la mue de puberté, de la maturité sexuelle, de la copulation. Les Brachyoures que nous venons d'évoquer apparaissent encore plus complexes qu'on ne le pensait.

A la mue de puberté, les différences entre mâle et femelle prennent toute leur accentuation : l'abdomen femelle s'est considérablement élargi, parfois aussi s'est allongé, de sorte qu'il masque une grande étendue du plastron, les quatre paires de pléopodes ovifères sont pleinement développées et ornementées (*cf.* Drach, 1933). La cavité sterno-abdominale s'est aussi transformée. L'ensemble de la paroi thoracique s'excave plus ou moins profondément, ce qui entraîne la disparition de l'étroite cavité primitive. La surface sternale perd l'ornementation qui pouvait exister précédemment et devient lisse. Dans les cas où l'abdomen acquiert un maximum de développement, c'est pratiquement la totalité du sternum thoracique qui devient cavité sterno-abdominale : commençant sur le pourtour du plastron, près de la base des pattes, à savoir de ses bords latéraux vers le centre se produit une déclivité régulière. Ainsi peut se former une cavité incubatrice : l'abdomen en forme de large cuillère, convexe du côté dorsal, concave du côté ventral, se rabat sur le thorax, lui-même concave, et recouvre presque tous les sternites et, parfois, aussi la région antéro-ventrale du corps. Dans la vaste cavité ainsi constituée, la ponte accrochée aux pléopodes trouve un abri. Pérez (1929*a*) a bien observé, chez *Macropodia rostrata* (Linné), que les œufs sont portés exclusivement par les endopodites des pléopodes et que les exopodites, en lames arquées de même courbure que l'abdomen, « garnis sur leurs deux bords d'une riche frange de soies plumeuses, forment simplement une sorte de cage à claire-voie contribuant à protéger la ponte ».

Une *cavité incubatrice* se trouve chez de nombreux Crabes. Dans la plupart des cas, l'abdomen demeure libre, ainsi que plusieurs auteurs l'ont montré, notamment chez les Majidae. Plusieurs autres familles de Brachyoures, qui ont atteint un certain niveau évolutif, possèdent une cavité incubatrice similaire à celle des Majidae.

Source : MNHN, Paris

Nous avons vu précédemment que nombre de Leucosiidae étaient dotés d'une cavité incubatrice encore plus perfectionnée. La cavité sterno-abdominale s'est très profondément creusée ; l'abdomen, dont les segments 3 à 6 se sont soudés, forme une calotte sphérique et bombée. Cette dernière vient au contact du pourtour sternal, qui se soulève parfois en une sorte de muraille (muraille épisternale), et les deux parties se joignent si intimement qu'il se produit un début de soudure ; l'adhérence est telle que l'observateur ne peut détacher l'abdomen sans le briser. Dans d'autres genres, l'abdomen forme un couvercle muni d'un rebord qui entre comme dans une boîte à l'intérieur de la cavité, dont le bord cilié constitue une protection. Découvert par Drach (1955), le canal spécial qui met la cavité en communication avec la chambre branchiale permet d'expliquer, sur le plan physiologique, la possibilité de la fermeture complète de la cavité incubatrice.

Le dimorphisme sexuel de l'abdomen est peu important chez les espèces primitives de Crabes. Nous avons souligné combien il était réduit chez les genres à cavité sterno-abdominale absente ou rudimentaire. Dans ce cas, la croissance allométrique de l'abdomen femelle est, par rapport au reste du corps, faiblement majorante.

En ce qui concerne les formes plus évoluées, chez la femelle, l'abdomen montre, par rapport au reste du corps, une croissance allométrique fortement majorante pendant la phase de prépuberté, un accroissement important à la mue de puberté, et une allométrie seulement faiblement majorante après la puberté (quand la mue de puberté n'est pas la dernière) : l'abdomen devient beaucoup plus grand que chez le mâle. La différence dans le taux de croissance entre abdomen mâle et abdomen femelle prend alors toute sa signification. On peut mettre en liaison le fort accroissement de l'abdomen femelle avec la fonction qu'il assure : la protection de la ponte. La croissance de l'abdomen femelle est conjuguée avec celle du sternum. Il est facile d'imaginer qu'une croissance disproportionnée pourrait affecter l'efficacité du processus. Cependant, nous l'avons mentionné, l'abdomen grandit considérablement chez certains Pinnoteridae (par exemple chez *Pinnixa* White : pl. 24, fig. 7, 8), jusqu'à recouvrir toute la face ventrale, y compris les yeux (par exemple, dans le genre *Fabia* Dana).

Plusieurs travaux ont été consacrés à la croissance relative de *Pinnoteres pisum* (Williams et Needham, 1938) et, plus précisément, à la transformation de l'abdomen chez la femelle (Needham, 1950). On connaît maintenant les centres de croissance pendant les périodes de croissance accélérée : ce centre se situe d'abord dans le sixième segment, puis dans le telson, c'est-à-dire distalement. A un certain moment se produit une limitation de la croissance car un accroissement du telson pourrait gêner le mouvement des pattes-mâchoires. Ainsi, chez certains Pinnoteridae (*Pinnoteres pisum*), la croissance de l'abdomen se réduit, tandis que chez d'autres elle continue et il n'y a pas de régression (*Fabia*).

Chez *Carcinus maenas*, Day (1935 ; 1936) a montré que le centre de croissance se trouvait dans le troisième segment abdominal chez les Crabes non sexués ; à la maturité, dans le sixième segment. Au cours de la croissance de l'abdomen, les différences sexuelles apparaîtraient d'abord dans le sixième segment et ne se manifesteraient pas dans les segments proximaux avant la maturité sexuelle. La croissance du centre distal augmente beaucoup à partir du moment où les différences touchant les appendices sexuels commencent à se faire jour ; à la maturité sexuelle, la croissance du segment six est supérieure à celle de l'ensemble de l'abdomen : on peut mettre en corrélation le gradient de croissance de ce segment abdominal et les phases du développement sexuel.

Le dimorphisme sexuel de l'abdomen traduit la différence de fonction des pléopodes sexuels chez le mâle et la femelle. Les pléopodes mâles ne grandissent que dans certaines limites ; corrélativement, la cavité sterno-abdominale qui les loge, ainsi que l'abdomen mâle qui les recouvre, montrent un taux de croissance beaucoup moins élevé que chez la femelle. Le parallélisme de croissance qui existe entre mâle et femelle disparaît, tout au moins pour des caractères particuliers, à une certaine étape de la vie de l'individu. La croissance allométrique de l'abdomen femelle, jusqu'à la formation d'une cavité incubatrice, est l'expression d'une adaptation. On peut la comparer à la croissance des chélipèdes chez le mâle, qui, sur le plan adaptatif, est du même ordre. Le dimorphisme sexuel des pinces entre mâles et femelles est une réponse adaptative à l'usage très important qu'en fait le mâle : notamment, combat, rites gestuels, maintien de la femelle pendant la copulation. A considérer la croissance privilégiée d'un organe, l'énorme pince des *Uca* mâles (hétérochélie extrêmement accusée), qui sert aux contacts intraspécifiques et interspécifiques, est comparable à la vaste cavité incubatrice dont

Source : MNHN, Paris

sont nantis certains Crabes femelles (et, parmi eux, justement les *Uca*, chez lesquels, toutefois, la totalité de la ponte est loin d'être abritée).

Le mode de croissance de certains organes pourra donc être utilisé au même titre qu'un caractère morphologique et la relation d'allométrie au cours des étapes de la croissance fournira un indice du stade évolutif.

On sait que la notion d'allométrie est très utile pour la comparaison des formes locales, des races. Les différences dans la croissance des formes locales, à l'intérieur d'une même espèce (dimorphisme de taille), sont le plus souvent l'expression de différences génétiques mais peuvent parfois être dues aux conditions d'environnement qui existent dans divers points de l'aire de distribution. Il arrive donc que les adultes d'une même taille aient des proportions très différentes ; l'existence d'un polymorphisme naturel nécessite une analyse quantitative, biométrique, très fine (Bocquet, 1953). Drach (1934) a bien montré chez *Carcinus maenas* que, lorsque les femelles approchent de leur maturité génitale, deux tailles d'abdomen sont possibles, selon que la mue de puberté a eu lieu ou non. Pour un groupe de femelles de mêmes dimensions céphalothoraciques, « la construction d'une courbe de fréquence relative à la largeur des somites abdominaux montre deux sommets bien caractérisés » (*loc. cit.*, p. 1939). L'existence de cette bimodalité caractérise ce que Teissier et Drach ont appelé « discontinuité » de croissance. L'étude des relations d'allométrie permet de définir avec plus de précision les caractères distinctifs entre des formes étroitement apparentées.

Par exemple, aucun Corystoidea ne possède de cavité incubatrice ; bien au contraire, le dimorphisme sexuel est souvent peu marqué.

Chez les Oxystomata, les familles les plus primitives, telles que les Calappidae, ont un abdomen peu élargi chez la femelle pubère. Les Dorippidae offrent une semi-cavité incubatrice (*cf.* pl. 25, fig. 8, 9). En revanche, dans la famille des Leucosiidae, évoluée à maints égards, est présente une cavité incubatrice, peu développée encore dans certains genres primitifs (*Pariphiculus* : pl. 15, fig. 8, 9) et parvenue à un maximum de développement dans d'autres genres (*Leucosia* : pl. 25, fig. 10, 11).

De nombreux genres de Majidae ont une cavité incubatrice, par exemple : *Maja*, *Macropodia*, *Pleistacantha*.

Les Parthenopidae n'ont généralement pas un abdomen développé de façon très importante chez les femelles, et la ponte déborde largement. Chez une *Cryptopodia fornicata* (Fabricius) de 38 × 60,5 mm (pl. 1, fig. 4), le bouton-pression est encore présent dans ses deux parties mais non efficace ; en plus, deux encoches intersegmentaires entre les segments abdominaux 6-5 et 5-4 correspondent à deux nodosités sternales, qui encadrent nettement le pléon.

Chez les Partbenoxystomata, l'abdomen femelle remonte assez en avant et il est bien encastré, la surface lisse de la cavité sterno-abdominale contrastant avec les bords plus ou moins corrodés du sternum. Chez *Aethra scruposa* (Linné), *Osachila imperialis* Sakai et O. *japonica* Sakai, le bord du sixième segment abdominal de la femelle offre à mi-hauteur une concavité accentuée à laquelle correspond une saillie sternale. Chez *Hepatus*, des proéminences sternales viennent en correspondance avec des encoches intersegmentaires entre les segments abdominaux 6-5 et 5-4. Les femelles des Parthenoxystomata montrent donc des formes correspondantes mais, au-delà d'une certaine taille lorsque les pléopodes s'épaississent, il ne peut plus y avoir coaptation ; chez les femelles ovigères, la ponte déborde de part et d'autre.

Chez les Portunidae, l'abdomen des femelles s'accroît parfois beaucoup sous forme d'une lame large, peu concave, et la ponte n'est que moyennement protégée.

Aucun genre de Xanthidae ne possède une cavité incubatrice comparable à celle des Majidae ou des Leucosiidae. L'abdomen femelle demeure assez étroit chez les formes primitives (*Carpilius*, *Actumnus*), s'élargit chez d'autres, plus avancées. Ainsi, nous avons remarqué chez un certain nombre de Xanthidae la tendance à la formation d'une cavité, petite mais bien close. Dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, une assez vaste partie du plastron sternal s'excave, perd son ornementation, se délimite par un bord net : une véritable cavité est formée et, dessus, vient s'encastrer l'abdomen élargi. Chez la femelle pubère, les pléopodes lamelleux et sétifères sont complètement enfermés. Le stade de véritable cavité incubatrice, avec toute la ponte protégée, n'est pas atteint (pl. 24, fig. 4, 5) mais la tendance se manifeste très nettement.

De nombreuses familles de Crabes développent chez la femelle mature un très large abdomen : ce sont notamment les Pinnoteridae (parfois à un stade extrêmement prononcé), les Ocypodidae, les Grapsidae, les Gecarcinidae, les Palicidae.

Les Hymenosomatidae femelles (pl. 24, fig. 10) possèdent une cavité incubatrice parfaitement formée : la surface sternale se décalcifie, jusqu'à n'être qu'une membrane, et se creuse profondément ; l'abdomen s'élargit au maximum. La ponte est complètement protégée.

Source : MNHN, Paris

La présence d'une cavité incubatrice est un caractère apomorphe dont on ne peut sous-estimer l'intérêt pour la taxonomie brachyourienne. En suivant la classification de Balss (1957), on constate immédiatement que la cavité incubatrice caractérise les groupes de Crabes évolués.

VII. TENDANCE DE LA PREMIÈRE PAIRE DE PLÉOPODES SEXUELS À SORTIR DE LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ; RAINURES ET « TRANCHÉES » STERNALES

Chez les Brachyoures, la cavité creusée dans le sternum thoracique et qui reçoit l'abdomen, abrite les pléopodes. Font exception à cette règle certaines formes que l'on incline actuellement à séparer des vrais Crabes, c'est-à-dire les Raninoidea (Gymnopleura). En effet, presque tous les Raninidae ont un abdomen dans le prolongement du corps dont, seuls, sont reployés les segments tout à fait postérieurs. Les deux premiers tergites abdominaux, souvent élargis et bien calcifiés, ainsi que plusieurs des suivants sont visibles dans une position dorsale de l'animal : il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale ; les longs pléopodes sexuels de la première paire et même ceux de la deuxième paire sont en grande partie à découvert. Évidemment, chez ces Raninidae un appareil d'accrochage de l'abdomen ne peut exister puisqu'il n'y a pas application du pléon contre la paroi sternale. C'est, parmi les genres que nous connaissons, le cas de *Ranina* Lamarck, *Raninoides* H. Milne Edwards, *Ranilia* H. Milne Edwards, *Cyrtorhina* Monod, *Notosceles* Bourne. Un reploiement un peu plus avancé s'ébauche chez *Cosmonotus* Adams et White. Il faudrait voir la disposition chez *Notopoides* Henderson et *Symethis* Weber.

Un genre de Raninidae, au moins, *Lyreidus* de Haan, se distingue : en effet, ne sont dorsaux que les deux premiers segments abdominaux, tout le reste de l'abdomen se rabattant contre le mince sternum. Un appareil d'accrochage (pl. 22, fig. 6, 7) est présent et les pléopodes sont complètement protégés sur toute leur longueur.

Chez les Brachyoures vrais, sauf aux stades les plus primitifs, se forme une véritable cavité abdominale, dans laquelle se logent les pléopodes sexuels. Or, chez certains Crabes évolués, spécialisés, une tendance se manifeste dans le sexe mâle : la sortie des plt hors de la cavité et, dans certains cas, l'apparition de tranchées sternales particulières pour les contenir, qui représentent comme un complément à la cavité sterno-abdominale longitudinale médiane. C'est ce que nous nous proposons d'étudier maintenant.

Dans les premiers niveaux évolutifs des Brachyoures vrais, la paroi sternale thoracique est peu excavée et aucun bord ne se délimite à sa surface : il n'y a pas une véritable différenciation destinée à accueillir l'abdomen. Une simple déclivité, pas de pourtour marqué : c'est le cas par exemple des genres *Corystes* (pl. 9, fig. 1), *Pseudocorystes* (fig. 20B). Quand la cavité commence à se former, comme chez *Nautilocorystes* (fig. 20C), *Peltarion* (fig. 20D), *Bellia*, celle-ci n'est pas totalement close : la cavité qui reçoit les segments abdominaux n'occupe que la partie postérieure du plastron, et son extrémité antérieure ne se trouve pas recouverte par l'abdomen car ce dernier se présente comme une lame très courte. Le système bouton-pression étant absent ou non fonctionnel, l'abdomen reste replié contre le thorax sans qu'il y ait fixation. Les premiers pléopodes sexuels mâles des Crabes ainsi conformés sont généralement courts, épais, parfois à apex sclérifié, garnis d'une faible ornementation, en résumé peu vulnérables. A notre connaissance, peu de genres de Crabes offrent une telle disposition.

Chez la plupart des Crabes, la cavité sterno-abdominale est bien développée, souvent profonde, délimitée par un rebord accusé et close de toutes parts. La surface lisse de la partie excavée contraste avec la surface ornementée (granuleuse, corrodée, spinuleuse, etc.) de la partie plus ou moins plane du plastron. Un appareil d'accrochage maintient l'abdomen du mâle et de la femelle impubère contre le plastron et les pléopodes sont complètement enfermés à l'intérieur de la cavité.

En règle générale, on observe une correspondance rigoureuse entre la cavité sternale et l'abdomen. La cavité a les dimensions, la forme, la capacité, de l'abdomen ; sa croissance au cours des mues suit celle de l'abdomen (pour la formation de la cavité incubatrice, voir p. 159-163).

Source : MNHN, Paris

Souvent, la cavité se coapte, par sa tranche, avec les bords de l'abdomen : l'emboîtement des bords sinueux de l'abdomen avec des ornements correspondants sur la lisière de la cavité est plus ou moins prononcé. L'ensemble donne l'impression d'un modelage réciproque. Le bord de la cavité n'est marqué, souvent, que par l'interruption de l'ornementation qui orne le reste du plastron ; mais, parfois, il est délimité par une ligne granuleuse, par une rangée de crêtes (*Chlorinoides barunai* : pl. 16, fig. 7), par une frange sétifère, etc. Le sommet de la cavité sternale est souvent entouré par une crête arquée : c'est le cas de nombreux Majidae (*cf.* pl. 16), de Grapsidae (*cf.* pl. 20) et d'Ocypodidae (*cf.* pl. 18). Un certain nombre de dispositifs concourent ainsi à circonscrire la cavité sternale.

Chez certaines espèces sont remarquables la correspondance entre cavité et abdomen, ainsi que l'arrangement des pléopodes dans l'espace qui leur est réservé. Par exemple, chez *Callinectes* (pl. 13, fig. 8), sur un large plastron, les derniers segments extrêmement étroits de l'abdomen s'insèrent dans une mince rainure ; les pléopodes sexuels sont serrés l'un contre l'autre, s'incurvent ou restent rectilignes sur toute leur étendue et tiennent place dans l'étroite gouttière. En revanche, chez certains Majidae, les segments terminaux de l'abdomen sont considérablement élargis et trouvent un logement de taille similaire, agrandi avec la même amplitude ; parallèlement, les pl1 s'incurvent vers l'extérieur et divergent fortement à leur extrémité, tout en demeurant à l'intérieur de la cavité. Il existe une telle concordance, un tel ajustement, que l'ensemble plastron + abdomen forme une surface régulière continuant la courbure du corps. Nous avons vu quel degré de coaptation pouvaient atteindre les Leucosiidae, aussi bien chez le mâle que chez la femelle pubère.

La disposition rencontrée chez la majorité des Brachyoures laisse à penser que les pléopodes sexuels trouvent un abri dans la cavité sterno-abdominale bien close.

Il existe quelques cas où les pléopodes mâles 1 sont logés dans une cavité sterno-abdominale profonde, recouverte par un abdomen « boutonné » par un système bouton-pression et où, pourtant, ces appendices offrent une partie découverte. Ainsi, *Paracleistostoma cristatum* de Man (pl. 26, fig. 4, 5) possède un cinquième segment abdominal fortement concave sur ses bords : on aperçoit donc une bonne portion des appendices sexuels. Chez *Scopimera proxima* Kemp (pl. 26, fig. 6), il y a un tel rétrécissement au niveau du quatrième segment abdominal qu'une large partie des pléopodes 1 est visible de part et d'autre.

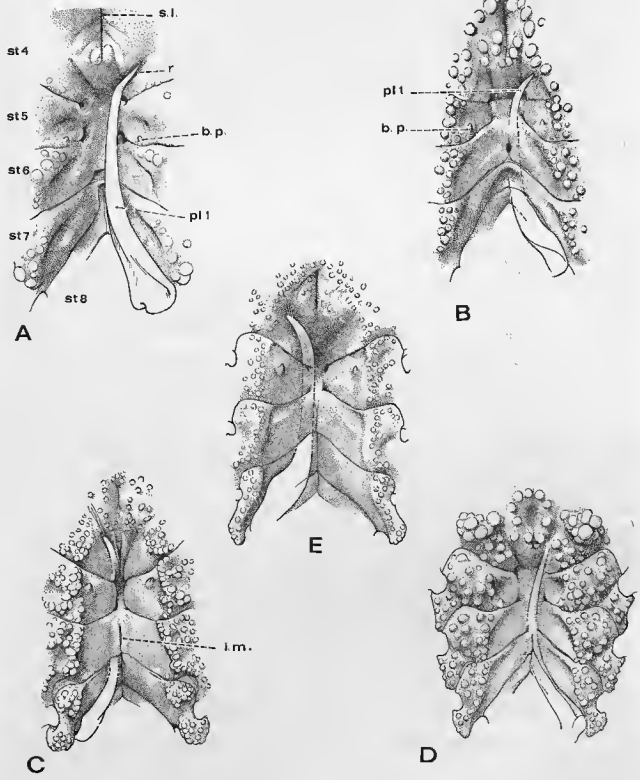
Il arrive, en outre, que la cavité, pourtant bien conformée, ne soit pas interrompue par un bord antérieur, ne se trouve pas fermée en avant et se prolonge au-delà du telson par une dépression. C'est le cas par exemple chez certains Xanthidae (*sensu* Balss), où la cavité se poursuit en avant du telson par une zone excavée, de contour plutôt triangulaire, très nette : genres *Glyptoxanthus* (fig. 23B), *Euxanthus* (fig. 23A), etc. Une disposition un peu similaire caractérise les Parthenoxystomata (*cf.* Guinot, 1966-1967 ; 1976). Il y a, en avant du telson, une gouttière axiale lisse, creusée à la surface du sternite 4 : assez courte et losangique chez *Aethra scutata* Smith, profonde, lancéolée et sillonnée longitudinalement chez *Osachila stimpsoni* Studer, peu excavée mais allongée chez *Osachila tuberosa* Stimpson, se prolongeant presque jusqu'à la pointe sternale chez *Hepatus*. La cavité ne se termine pas là où se rabat le telson. Deux types d'explication pourraient être donnés : a) l'abdomen s'est raccourci par rapport à un réceptacle initial ; b) cette disposition exprimerait, au contraire, une « préfiguration » de l'allongement de l'abdomen.

Chez de nombreux Leucosiidae, la cavité sterno-abdominale n'est pas délimitée par un rebord et se prolonge, jusqu'à la pointe antérieure du plastron et jusqu'entre les mxp3 chez les femelles. Chez

---

Fig. 35 A-E. — Trichiinae : cavité abdominale (abdomen enlevé) chez le mâle, sutures sternales et premier pléopode sexuel *in situ*, dont l'apex, logé dans une rainure, déborde du telson. (La pilosité n'a pas été représentée).
A, *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, Serène det. (MP) (× 4,5). (Soies terminales du pl1 non figurées).
B, *Trichia horii* (Miyake), ♂ 31 × 41,5 mm, Western Australia, Hamburg S.W. Australia Exp., Balss det. *Zalasius dromiaeformis* de Haan (ZMH) (× 2,8).
C, *Banareia australis* (Ward), paratype, ♂ 25 × 35 mm, Queensland, Lindeman Island (BM 1940.2.23.2) (× 3,2).
D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, Sakai det. (coll. T. Sakai) (× 3,6) : le pl1 est cassé à son extrémité.
E, *Calvactaea tumida* (Ward), paratype, ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 8).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

le mâle, comme l'abdomen s'insère entre les flancs surélevés du plastron, la cavité demeure bien fermée ; il arrive même que les pléopodes 1 soient logés dans une rainure supplémentaire creusée, de part et d'autre, au fond de la cavité sternale (par exemple, *Lithadia cariosa* : pl. 15, fig. 6).

Dans le genre *Daira* (fig. 21C), on observe sur la paroi sternale, au-dessus du telson, comme une empreinte ogivale, dans la continuité de l'abdomen : c'est comme si la cavité se prolongeait, sans s'excaver, au-delà de l'abdomen.

Chez *Dairoides* (fig. 27A, A'), la cavité s'élargit en avant et un large espace lisse, seulement sillonné transversalement, se trouve entre le telson et la zone ornementée, en forme de triangle, qui remonte entre les chélipèdes.

Dans ces quelques cas concernant des familles différentes, la cavité sterno-abdominale n'est donc pas délimitée par un bord antérieur ; cependant, les pléopodes sexuels ne semblent pas souffrir d'une protection moindre.

Toutefois, il existe dans des groupes variés une tendance très surprenante des pléopodes de la première paire : la tendance à déborder de la cavité sterno-abdominale, à en sortir, à quitter ce qui semblait être leur abri indispensable.

La « sortie » hors de la cavité sterno-abdominale de l'apex des pl1 s'observe chez les Trichiinae, Crabes xanthoïdes pour la plupart commensaux des Alcyonaires (*cf.* GUINOT, 1976). La cavité est normalement développée, bien délimitée sur les côtés ; un bouton-pression très efficace fixe le sixième segment abdominal au sternite 5. Mais, de part et d'autre du telson, chaque pléopode laisse émerger sa région apicale : parfois seulement les soies terminales (*Banareia serenei* : fig. 26B ; *B. australis* : fig. 26D, 35C ; *Trichia imajimai*, fig. 34D, 35D), parfois une bonne partie de l'apex (*Trichia sakaii* : fig. 34B, 35A) ; ailleurs, ne dépasse que l'extrémité tout à fait distale (*Trichia horiii* : fig. 34A, 35B ; *Calvactaea tumida* : fig. 34E, 35E ; *Banareia palmeri* : fig. 26E).

Une rainure, parfois très prononcée, creusée obliquement dans la paroi sternale, reçoit l'apex plus ou moins effilé de l'appendice sexuel (fig. 34A-E, 35A-E) : c'est là une première protection. Par ailleurs, tous ces Crabes portent une épaisse toison de soies plumeuses qui recouvre tout le corps et, en particulier, la partie laissée à nu des pléopodes. Fait amusant, les carcinologistes n'ont pas remarqué cette particularité des *Trichia* (= *Zalasius*) et des *Banareia* car, en débarrassant les spécimens de leur pilosité pour les observer, ils ont coupé l'extrémité laissée à nu des pléopodes ; ayant ainsi tronqué le pl1, ces mêmes auteurs en ont donné des figures inexactes, avec apex tronqué, glabre, ne correspondant nullement à la réalité (par exemple, TAKEDA et MIYAKE, 1968*b*, fig. 2, pour *Calvactaea tumida* ; 1969*b*, fig. 2, a, b, pour *Trichia imajimai*).

Cette tendance du premier pléopode à sortir de la cavité abdominale apparaît comme une anomalie : c'est en effet la partie amincie, ornementée, donc particulièrement vulnérable, l'apex du pléopode copulateur devant pénétrer dans la vulve de la femelle ou tout au moins déposer le sperme à son entrée, qui va se trouver moins bien protégée. D'ordinaire, quand le pléopode 1 est très long, pour ainsi dire trop développé proportionnellement à la taille de la cavité, il s'infléchit, se replie même complètement (cas des Camptandriinae où le pl1 peut être recourbé à angle droit : *cf.* pl. 26, fig. 4, 5) ; le pl2, parfois extrêmement allongé (Menippinae *sensu* BALSS), forme des boucles mais demeure dans la gouttière sternale.

Le système d'accrochage de l'abdomen, dont on peut raisonnablement penser qu'il sert, pour une part, à protéger les pléopodes, devient, en quelque sorte, inutile.

Dans l'éventualité d'une cavité sternale encore indifférenciée, d'un abdomen « trop court », il arrive que les pléopodes n'aient pas leur place et restent à découvert : c'est le cas (probable) de *Nautilocorystes* (fig. 20C) où, du reste, l'appareil d'accrochage n'est pas fonctionnel.

Mais la tendance qu'ont les pléopodes à sortir de leur logement existe aussi chez des Crabes évolués.

Nous citerons en passant l'exemple d'une *Sesarma* s.l., *Sesarma sedilense* Tweedie, que SERÈNE et SOH (1970, p. 399) viennent de rattacher à un nouveau genre, *Bresidium* : l'apex du pl1, doté d'un processus courbe, de nature sclérifiée, se glisse à l'extérieur par une concavité du telson et devient visible dans sa position naturelle.

Source : MNHN, Paris

Les Brachyoures chez lesquels les pléopodes 1 manifestent le plus la tendance à sortir de la cavité sterno-abdominale « normale » sont les Hexapodinae (*sensu* Balss), que nous avons élevés au rang de famille dans le chapitre traitant du sternum thoracique. Ces Crabes, dépourvus de p5 (fig. 32) et à l'éthologie spéciale (commensalisme), ont une cavité sterno-abdominale profondément excavée et bien délimitée sur les côtés, un système bouton-pression tout à fait fonctionnel. Or, nous l'avons observé chez un *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, chez le mâle la cavité se prolonge dans ses angles antérieurs par deux tranchées obliques, à l'intérieur desquelles se loge l'extrémité des pléopodes 1. Lorsque l'abdomen est fixé au plastron, les soies abondantes qui garnissent le telson et les régions avoisinantes couvrent les tranchées sternales et les pléopodes (fig. 33A) ; mais, lorsque l'on soulève l'abdomen et brosse la pilosité, les pléopodes apparaissent à découvert dans les deux rigoles (fig. 33B).

Chez la femelle, l'abdomen élargi laisse dépasser, en avant du telson, la pilosité de l'extrémité des pléopodes sexuels resserrés (fig. 33C) : quand on soulève l'abdomen et supprime la pilosité environnante, on voit une gouttière qui prolonge en avant la cavité sterno-abdominale (fig. 33D, E ; pl. 4, fig. 6) ; il n'y a pas de tranchées latérales.

Il ressort nettement de tout cela qu'il existe une accommodation aux dimensions des pléopodes sexuels mâles et à leur tendance à diverger, à sortir de la cavité médiane. Il y a mise en place d'un abri, mais il n'est pas recouvert par l'abdomen ; à défaut, la dense pilosité peut servir de protection.

Cette disposition existe chez la plupart des Hexapodidae, à un degré plus ou moins élevé. Gordon (1971, fig. 3) ne figure que de courts « sillons » sternaux chez *Hexapus stebbingi*, tandis que Rathbun (1910, fig. 36a) montre chez *Lambdophallus anfractus* de vastes tranchées latérales dans lesquelles repose la partie distale des pléopodes 1 (fig. 33F).

Une révision des Hexapodidae, qui sont mal connus, permettrait de mieux saisir les aspects de ce processus évolutif.

Chez les Retroplumidae, nous avons observé, sur une femelle de *Retropluma* sp. (fig. 30C-E), une rainure creusée dans le plastron sternal en avant du telson et dans laquelle s'engage l'extrémité des pléopodes. Mais il ne semble pas qu'une telle disposition existe chez les mâles de *Retropluma notopus* (Alcock) (*Illustr. « Invest. »*, pl. 15, fig. 2b) (*cf.* fig. 30F), de *R. plumosa* Tesch (1918*a*, pl. 2, fig. 1a), ni chez celui de *R. planiforma* Kensley (1969, fig. 3b).

On aboutit à la constatation suivante : lorsque les pléopodes sexuels 1 ont tendance à sortir de la cavité sterno-abdominale, la paroi sternale se creuse pour recevoir la partie découverte de l'appendice copulateur : ce sont les rainures spéciales que nous avons découvertes chez les Trichiinae, les tranchées obliques ou transverses des Hexapodidae. Donc, d'autres parties du sternum thoracique peuvent jouer le même rôle que la cavité abdominale pour abriter les pléopodes sexuels. Par ailleurs, une abondante pilosité se développe et recouvre les extrémités exposées des organes copulateurs.

Un autre Brachyoure, à plastron très élargi et à orifice mâle sternal, donc à un stade évolutif avancé, le genre *Xenophthalmodes* Richters, possède une profonde gouttière qui prolonge, en avant du telson, la cavité sterno-abdominale. Ce genre est généralement rattaché aux Rhizopinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1658) ; nous avons récemment montré (Guinot, 1969*a*, notamment p. 698-699), que cette sous-famille était hétérogène et artificielle : ses représentants doivent être distribués dans des groupes différents.

Dans la description de l'espèce type du genre *Xenophthalmodes*, *X. moebii* Richters (1880, p. 155, pl. 16, fig. 29, pl. 17, fig. 1-5), un mâle originaire de l'île Maurice (Black River), il n'est nulle part fait allusion à une caractéristique du sternum et des pléopodes, pourtant fort apparente. La description, en fait incomplète, de *moebii* a trompé tous les auteurs sur les caractères diagnostiques du genre *Xenophthalmodes* (dans sa diagnose de *X. moebii*, Tesch, 1918*b*, p. 215, écrit : « First abdominal appendages of ♂ concealed beneath abdomen ») : elle a entraîné de multiples confusions lors de l'identification d'autres spécimens à *moebii* et lors de l'établissement d'autres espèces dans le genre.

Le spécimen type mâle de *Xenophthalmodes moebii* (pl. 26, fig. 1-3), qui nous a été aimablement prêté par le Musée zoologique de Kiel, montre une cavité sterno-abdominale se prolongeant sur une grande partie

Source : MNHN, Paris

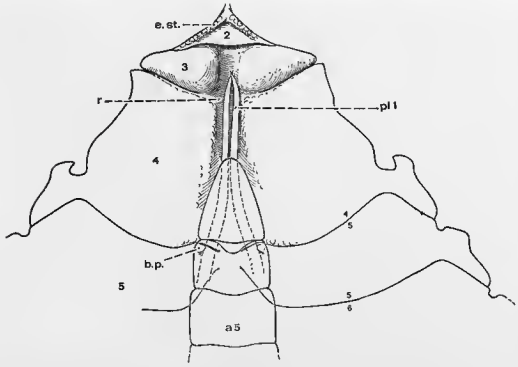


FIG. 36. — *Xenophthalmodes moebii* Richters (ou aff. *moebii*), ♂ 5 × 8 mm, Madagascar, à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana, près d'une prise d'eau douce, M. Maugé coll., Th. Monod leg. (MP) : partie antérieure du plastron sternal pour montrer les pléopodes sexuels 1 ractiligines, sortis de la cavité sterno-abdominale « normale » et logés dans une rainure où ils sont à nu (× 12).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

du sternite 4. Le telson parvient au niveau des chélipèdes et, en avant, les deux pl1 sont à découvert sur une grande étendue de leur extrémité distale (*cf.* fig. 36, 37D-E ; pl. 26, fig. 2). Aucune pilosité (à moins qu'elle n'ait été brossée) n'entoure, ne protège les pléopodes, qui sont à nu ; ceux-ci sont munis de soies courtes sur leurs bords. Chez ce spécimen, le système d'accrochage de l'abdomen existe mais la coïncidence ne peut se réaliser en raison d'une anomalie, à notre avis, probablement accidentelle : les crochets sternaux sont un peu trop en avant et un peu trop écartés pour que les fossettes abdominales viennent les coiffer.

La référence à *Xenophthalmodes moebii* d'Alcock (1900, p. 325) est douteuse ; celle de de Man (1890, p. 68, pl. 3, fig. 5) concerne une autre espèce ; etc. Une révision s'avère indispensable, d'autant plus que de nombreux Crabes possèdent une carapace élargie, des orbites rudimentaires, des yeux à cornée réduite, et appartiennent à des genres bien distincts. Certains, au moins, de ces genres sont sans doute des Catométopes à pléopodes 1 pilumniens (*cf.* Guinot, 1969*a*).

Tesch (1918*b*, p. 216, pl. 14, fig. 1) a décrit un nouveau *Xenophthalmodes*, bien nommé *X. dolichophallus*, découvert à Java, Florès et aux Célèbes, qu'il distingue par « First abdominal appendages of adult ♂ projecting a long way beyond terminal segment of abdomen ». Nous avons examiné tous les spécimens types de cette espèce, déposés au Musée d'Amsterdam : en effet, ils offrent tous la même singularité que *moebii*. Le caractère différentiel invoqué par Tesch n'a plus sa raison d'être. Chez tous les exemplaires de *dolichophallus*, le système d'accrochage est bien conformé et fonctionnel. Les pléopodes mâles (fig. 37A-C), qui portent de nombreuses soies sur leurs deux bords et sont terminés par un apex effilé, légèrement sclérifié, ne sont pas protégés par une pilosité quelconque. Chez la femelle de *X. dolichophallus*, il y a seulement une dépression sternale en avant du telson, peu délimitée et peu profonde, où est visible l'extrémité des pléopodes. Une étude systématique portant sur un important matériel permettra de décider si *dolichophallus* est vraiment différent de *moebii* ; les mains des chélipèdes nous paraissent différentes.

A notre avis, la diagnose générique de *Xenophthalmodes* doit comporter le caractère : pléopodes 1 dépassant de la cavité sterno-abdominale normale et visibles sur toute leur partie distale.

Source : MNHN, Paris

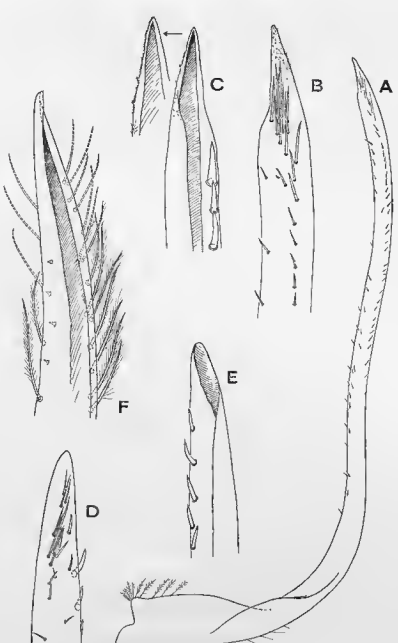


FIG. 37. — Pléopodes sexuels mâles.

FIG. A-C. — *Xenophthalmodes dolichophallus* Tesch, syntype, ♂ 7 × 8,4 mm, east coast of Java, Djangkar, 9 m, Siboga Exp., st. 4 (ZMA). A, pl1 (× 34) ; B, C, *id.*, apex (× 92).

FIG. D-E. — *Xenophthalmodes moebii* Richters (ou aff. *moebii*), ♂ 6 × 8 mm, Madagascar, à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana, près d'une prise d'eau douce, M. Maucé coll. (MP) : pl1, apex (× 92).

FIG. F. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Islands, Tual, Siboga Exp., Tesch det., st. 258, 22 m (ZMA) : pl1, apex (× 130).

Source : MNHN, Paris

De ce fait, le *X. brachyphallus* Barnard, 1955 (p. 34, fig. 15a-d), d'Inhambane, qui ne possède pas cette particularité, doit être rattaché à un autre genre (entre autres caractères qui le séparent de *moebii*, citons le premier segment abdominal nettement plus élargi). Dans sa diagnose d'un *Xenophthalmodes* japonais, *X. morsei*, Rathbun (1932, p. 35) écrit : « appendages of first segment almost straight, reaching nearly to inner margin of maxilliped » : on ne sait pas si les pl1 se trouvent à découvert, et Sakai (1939, p. 572, pl. 64, fig. 6) ne donne pas de précisions supplémentaires. S'agit-il ou non d'un *Xenophthalmodes* ? Seule une figure du plastron sternal nous l'apprendra.

Plusieurs *Xenophthalmodes*, recueillis par M. Maugé à Madagascar à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana et, fait encore plus curieux, au niveau d'une prise d'eau douce, et qui nous ont été confiés par le Prof. Th. Monod, sont très proches de *X. moebii*. Les divers caractères, notamment ceux du plastron sternal (fig. 36) et des pléopodes 1 (fig. 37D), sont ceux de l'espèce de Richters. Le biotope dulçaquicole de ces spécimens ne nous étonne guère puisque le type de *X. moebii* a été recueilli dans une rivière, Black River, tout au moins dans un estuaire.

Les Crabes du genre *Xenophthalmodes* manifestent la tendance indiquée plus haut : les pléopodes allongés sortent de la cavité sterno-abdominale qui se continue au-delà du telson par une gouttière. Cette gouttière, dans l'axe de la cavité normale, contient les appendices qui demeurent rectilignes (seule la base est incurvée) et ne sont pas protégés par une pilosité plus dense que d'ordinaire. Il serait intéressant de voir la disposition chez des juvéniles, dont les pléopodes sexuels sont nécessairement plus courts.

VIII. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES

Reploiement de l'abdomen contre la paroi sternale, creusement d'une cavité, avec laquelle le pléon est étroitement ajusté, développement d'un dispositif d'accrochage : autant de novations évolutives qui se mettent en place chez les Brachyoures. Le reploiement de l'abdomen, déjà ébauché chez d'autres Décapodes, apparaît lié au raccourcissement de cette partie du corps ; l'abdomen ne sert plus à la nage et il ne doit pas gêner la locomotion.

Nous avons décrit une dizaine de systèmes d'accrochages chez les Crabes à orifices femelles sternaux. Le plus répandu est le type bouton-pression.

Comme nous l'avons expliqué en détail, le dispositif d'accrochage se réduit ou disparaît chez la femelle postpubérale. Nous avons montré que, chez le mâle, un tel processus se produisait chez certaines formes amphibies ou terrestres (et peut-être aussi chez les Dynomenidae) : l'appareil de rétention disparaît après une mue particulière du mâle.

Un certain nombre de Crabes amphibies ou terrestres ne possèdent, du reste, aucun dispositif visible d'accrochage. Notre étude permet de conclure que dans une même famille, dans une même sous-familles, voire dans un même genre (*Sesarma* s.l., *Cyclograpsus*), le dispositif est facultatif selon les espèces. Il faudrait en chercher l'explication.

Alors qu'il existe chez tous les Crabes marins (sauf chez ceux à cavité sterno-abdominale absente), le dispositif tend à disparaître chez les Crabes qui ont envahi le domaine terrestre : soit il n'existe pas du tout chez le mâle ; soit il devient vestigial après une mue, tout comme cela se passe chez la femelle après la mue de puberté. Les *Ocypode*, les *Uca* (sauf quelques exceptions), les Mictyridae, donc des Crabes très évolués, ne possèdent pas de dispositif d'accrochage mécanique. Et pourtant, leur abdomen reste plaqué contre la face sternale et épouse les bords de la cavité, aussi bien que s'il y avait accrochage. Sans doute, des facteurs qui ne semblent pas dépendre uniquement de la morphologie des parties dures sont ici en jeu : on pourrait invoquer la pression intracavitaire négative (par rapport à la pression atmosphérique), la tension de surface, une activité musculaire, etc.

Source : MNHN, Paris

Chapitre V

ORIFICES GÉNITAUX FEMELLES

I. DÉFINITION DE DEUX CATÉGORIES DE BRACHYOURES : PÉDITRÈMES ET STERNITRÈMES

La position des orifices génitaux femelles permet de diviser les Brachyoures *sensu lato* en deux catégories. Chez les *péditrèmes*, les oviductes s'ouvrent sur la coxa du sixième appendice thoracique (troisième péréiopode) ; la paire de spermathèques (ou la spermathèque impaire) en est complètement séparée. De ce fait, l'ouverture de la spermathèque et, encore moins, l'orifice de l'oviducte ne peuvent être désignés comme vulves. Chez les *sternitrèmes*, les conduits femelles débouchent sur le sternite correspondant, c'est-à-dire sur le sternite 6 (dont dépend p3), où ils constituent les vulves ; la spermathèque est un diverticule latéral de l'oviducte (*cf.* fig. 38). On ne connaît que ces deux types

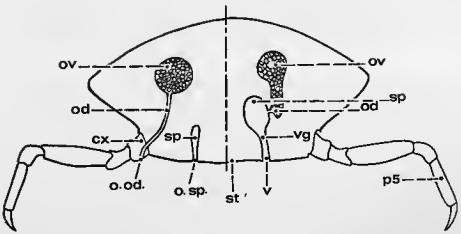


Fig. 38. — Section transversale diagrammatique, au niveau du troisième péréiopode, de la région thoracique montrant, sur le même schéma, les deux types de disposition des organes génitaux femelles rencontrés chez les Brachyoures. D'après Hartnoll, 1968*a*, fig. 1.

A gauche est représenté un Brachyoure avec orifices coxaux (péditrème). A droite est représenté un Brachyoure avec orifices sternaux ou vulves (sternitrème).

cx, coxa ; od, oviducte ; o.od., orifice génital de la femelle ; o.sp., orifice de la spermathèque ; ov, ovaire ; p3, troisième péréiopode ; sp, spermathèque ; st, sternum ; v, vulve ; vg, vagin.

de structure chez les Brachyoures, *s.l.*, sans état intermédiaire comme le seraient, par exemple, des vulves sternales accompagnées de spermathèques indépendantes. Un hiatus net sépare donc les Crabes en deux groupes, que l'on peut ainsi définir grâce aux structures génitales femelles.

C'est Bouvier qui, en 1897, a le premier utilisé ces deux appellations pour distinguer parmi les Dorippidae deux groupes naturels. Chez les Dorippidae péditrèmes (Cyclodorippinae), « les orifices sexuels femelles occupent encore, comme chez les Dromiidae, la base des pattes de la troisième paire ». Chez les Dorippidae sternitrèmes (Dorippinae), « les orifices femelles sont situés sur la face sternale comme dans les vrais Crabes » (Bouvier, *loc. cit.*, p. 55).

Source : MNHN, Paris

Gordon (1963 ; 1966), qui soustrait des Dorippidae les Cyclodorippinae, en rétablissant pour ces derniers le nom de Tymolinae, créé par Alcock, mais en les élevant au rang de famille, les Tymolidae, étend la dénomination de péditrèmes et sternitrèmes à l'ensemble des Brachyoures. Ainsi, tous les Crabes peuvent être divisés selon la position de leurs orifices femelles.

Dans la classe des Crustacés, la localisation sternale des orifices génitaux femelles ne se rencontre que chez les Brachyoures sternitrèmes. Chez les autres Décapodes (Natantia et Reptantia Macrura et Anomura), les orifices femelles sont coxaux, comme chez les Brachyoures péditrèmes. Cette constatation permet d'admettre que la localisation coxale des ouvertures génitales femelles est plésiomorphe par rapport à la localisation sternale.

A cette différence morphologique correspond une divergence dans le mode de copulation et de fertilisation. Chez les Brachyoures à orifices ♀ coxaux, les spermatozoïdes sont inclus dans une substance gélatineuse et forment une masse spermatique, entourée de produits de sécrétion, qui est introduite à l'intérieur de la spermathèque ou déposée autour de son orifice. Les pléopodes 1 et 2 ont une morphologie adaptée au transfert et au dépôt du sperme. Après la copulation, les produits séminaux sont conservés dans les spermathèques jusqu'à ce qu'interviennent la ponte et la fertilisation. La fertilisation serait externe.

Aux Brachyoures péditrèmes appartiennent les Dromiacea (*sensu* Balss), les Raninidae, ainsi que les Tymolidae définitivement exclus des Dorippidae et donc des Oxystomata par Gordon (1963 ; 1966).

Chez les Brachyoures sternitrèmes, des spermatophores, subdivisés en nombreuses petites capsules, sont produits en quantité et sont introduits dans les vulves sternales à l'aide des pléopodes sexuels, spécialement conformés pour cette intromission. La fertilisation est vraiment interne.

Ce type de Crabes comporte les Oxystomata (dont ont été exclus les Tymolinae et les Raninidae ou Gymnopleura), les Brachyrhyncha et Oxyrhyncha de la classification de Balss (1957). Le système proposé par Monod (1956) tient mieux compte de la différence de localisation des orifices femelles, puisque les Gymnopleura sont placés au même rang que les Dromiacea et que, parmi les Dorippidae, la distinction est bien faite entre les formes à orifices femelles coxaux (c'est-à-dire les Tymolidae) et celles à orifices sternaux (les autres Dorippidae).

Pour notre part, nous attachons à ce caractère une importance de premier ordre et envisageons de séparer, dès le départ, les Brachyoures en péditrèmes et sternitrèmes. Certes, le fait que les divers péditrèmes aient une disposition femelle commune ne signifie pas pour autant qu'ils soient étroitement apparentés. Du reste, les structures ne sont pas uniformes chez tous les Brachyoures *s.l.* à orifices femelles coxaux.

C'est tout un ensemble de différences qui distingue les péditrèmes des sternitrèmes. A une morphologie des organes femelles correspond une structure concordante des organes mâles : testicules, conduit déférent, canal éjaculateur, pénis, ainsi que pléopodes 1 et 2. Les spermatophores et les produits de sécrétion sont différents chez péditrèmes et sternitrèmes. La copulation ne peut être la même, compte tenu des dispositions différentes : chez les premiers, le pl1♂ pénètre dans l'orifice de la spermathèque (ou ne s'y engage que faiblement) et non dans l'orifice génital lui-même ; chez les seconds, le pl1♂ insémine directement le conduit femelle par l'ouverture vulvaire. L'accouplement ainsi que le comportement qui l'accompagne, encore assez mal connus, ont certainement des caractéristiques propres à chacun des deux groupes.

Péditrèmes et sternitrèmes se trouvent manifestement à des niveaux évolutifs différents. Les premiers possèdent des structures proches de celles de certains Macroures, par exemple des Astacoures, et dénotent une condition primitive, encore qu'ils aient, par rapport à ces derniers, franchi un pas décisif. Les sternitrèmes représentent les Brachyoures évolués. Nous nous expliquons davantage à ce sujet dans notre proposition de classification (*cf.* Guinot, 1978 *c*).

Nous rappellerons très brièvement la disposition rencontrée chez les Crabes péditrèmes, qui a donné lieu à plusieurs études détaillées (Bourne, 1922 ; Gordon, 1949 ; 1950 ; 1963 ; 1966 ; Hartnoll, 1975*a*).

C'est plus longuement que nous traiterons des Crabes sternitrèmes, dont on connaît très peu la forme et la position des vulves. Les aspects des vulves sont très variés. Nous nous bornerons à la morphologie externe et ne pourrons, dans le cadre de ce travail, que citer quelques exemples.

Source : MNHN, Paris

II. BRACHYOURES *S. L.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Les Dromiacea (*sensu* Balss), les Raninidae et les Tymolidae sont appelés *péditrèmes* en raison de leurs orifices femelles débouchant sur la coxa de p3 ; une spermathèque, invagination intersegmentaire sans aucun rapport avec l'orifice coxal, reçoit les produits spermatiques et les sécrétions.

On ne possède guère de données sur la copulation, encore moins sur la fertilisation.

Chez les Astacoures du genre *Nephrops* Leach par exemple (fig. 59A-B) l'endopodite de chaque pléopode 1 forme un demi-canal ; par le rapprochement et l'apposition de chaque pièce paire avec sa congénère, un canal complet se constitue, une structure unique se forme, au travers de laquelle l'appendix masculina des pl2 conduit le sperme à la spermathèque impaire.

Chez les Brachyoures péditrèmes, les pléopodes 1 et 2 de chaque côté fonctionnent séparément et le dépôt du sperme a lieu dans les deux spermathèques.

Chez les Raninidae, où la spermathèque est apparemment impaire (sauf chez *Lyreidus*), les pléopodes sexuels 1 ont une conformation telle qu'ils n'opèrent pas, semble-t-il à première vue, indépendamment : on constate que les appendices de la première paire s'accolent étroitement sur presque toute leur longueur mais que, en fait, les extrémités divergent plus ou moins ; chaque pl2 pénètre à l'intérieur du pl1 correspondant (*cf.* fig. 62A-G).

Les pléopodes des péditrèmes sont différents des appendices sexuels des sternitrèmes : leur écartement respectif ainsi que leur position et leur action au moment de la copulation sont liés à l'emplacement des sillons sternaux ainsi qu'à celui de l'orifice de chaque spermathèque, et non à celui des orifices coxaux (voir le chapitre sur les pléopodes sexuels).

Dromiacea

Dromiidae

Le plastron (*cf.* pl. 21) est relativement élargi (*cf.* Gordon, 1950). La paire de spermathèques s'ouvre à chaque extrémité antérieure de la suture sternale 7/8. Les deux ouvertures sont plus ou moins éloignées selon les genres (*cf.* aussi Forest, 1974, fig. 6, pl. 5, 6). Les sillons sternaux sont plus ou moins longs, plus ou moins latéraux, plus ou moins incurvés, convergeant parfois assez fortement dans la zone médiane, comme par exemple chez *Sternodromia spinirostris* (Miers) (pl. 21, fig. 4), où ils se terminent juste au-dessous d'un gros tubercule impair. La chambre de la spermathèque se forme par une séparation des deux feuillets, normalement accolés, qui constituent l'endosternite 7/8.

Au moment de la copulation, la spermathèque se remplit de produits séminaux ; souvent, en plus, des plaques de sécrétions sont déposées près des sillons sternaux.

Dynomenidae

Le genre *Dynomene* Latreille *in* Desmarest possède un plastron élargi (pl. 21, fig. 8, 9) : il y a deux sillons sternaux subparallèles, très latéraux et courts puisqu'ils se terminent au niveau des orifices coxaux de p3, c'est-à-dire sur le sternite 6. Il faudra comparer soigneusement la disposition des sillons des *Dynomene* à celle des Dromiidae, car elle ne semble pas la même. Les orifices génitaux et les orifices des spermathèques ne sont pas très éloignés.

Source : MNHN, Paris

Homoloidea

Les sillons sternaux femelles sont deux invaginations de la paroi sternale au niveau de la suture 7/8. Gordon (1950, p. 232) a étudié la disposition de ces sillons et des spermathèques chez plusieurs genres et espèces. Par exemple, chez *Homola barbata* (Herbst), les ouvertures des spermathèques sont larges et allongées, en forme de croissant. Les conduits génitaux femelles s'ouvrent par de petits orifices sur la coxa des p3. Le plastron sternal, relativement large, est plus ou moins recouvert par l'abdomen mâle (*cf.* pl. 22, fig. 1-5).

Raninoidea ou Gymnopleura

Nous renvoyons aux excellents travaux de Bourne (1922) et de Gordon (1963 ; 1966), où sont bien décrites les dispositions femelles des Raninidae. Il n'existe apparemment qu'une seule spermathèque, qui s'ouvre sur le somite thoracique 7 ; dans le genre *Lyreidus*, on distingue deux orifices, correspondant sans doute à l'existence de deux spermathèques. Les orifices femelles sont situés sur la coxa des p3 (*cf.* pl. 22, fig. 6-7).

Autres Brachyoures pséditrèmes

Homolodromiidae

Le plastron est rétréci en avant, plus étendu vers l'arrière. Les orifices coxaux s'ouvrent largement. Les sillons sternaux, qui correspondent aux sutures 7/8, ont une longueur et un trajet différents selon les espèces : obliques, convergeant dans la zone médiane et courts, avec leur terminaison (par un petit orifice) au-dessus du niveau de p3, chez *Dicranodromia doderleini* Ortmann ; longeant le bord externe du plastron et plus longs, puisque l'orifice de la spermathèque se trouve à peu près au niveau de p3, chez *D. mahyeuxi* A. Milne Edwards ; voisins, aussi, du rebord sternal mais un peu plus longs, l'orifice de la spermathèque étant presque au niveau de l'articulation de p3, chez *D. ovata* A. Milne Edwards.

Les uropodes sont à leur état le plus rudimentaire, seulement visibles dans la position ventrale de l'abdomen.

Tymolidae

Les deux sillons sternaux sont formés par une invagination des sutures 7/8. Nous renvoyons à Gordon (1963, fig. 10A-B) qui a bien figuré les sillons sternaux et les spermathèques chez *Tymolus japonicus* Stimpson et *Cymonomus granulatus* Norman. Les orifices femelles sont bien arrondis sur les coxae de p3. Les différenciations femelles se trouvent dans la partie tout à fait postérieure du sternum thoracique, qui s'infléchit plus ou moins abruptement et s'abaisse plus ou moins profondément selon les formes considérées.

III. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez tous les sternitrèmes, la vulve sternale donne suite à un conduit, portion modifiée de l'oviducte, qui mène à la spermathèque : il convient de donner à ce canal le nom de *vagin* puisqu'il joue

Source : MNHN, Paris

ce rôle dans la copulation. L'oviducte proprement dit fait communiquer la spermathèque avec l'ovaire (fig. 38).

Nous renvoyons à Hartnoll (1968*a*) qui a décrit en détail les deux types principaux rencontrés dans les structures génitales femelles des sternitrèmes : le type « simple » et le type « concave ». Tous deux, mais surtout le deuxième, peuvent s'adjoindre un opercule mobile ou immobile.

1. *VAGIN ET OPERCULE*

Dans le *type « simple »* représenté schématiquement par *Carcinus maenas*, le vagin se présente comme un tube droit, s'étendant dorsalement à partir de la vulve et s'élargissant progressivement pour former la spermathèque. L'oviducte est constitué par une couche continue de cellules, qui se fendrait temporairement pour former un tube au moment de l'ovulation. Chez *Carcinus*, les vulves se présentent comme des fentes transversales sur le sternite thoracique 6, arrondies du côté externe, pointues du côté interne. Le bord de la vulve est formé par le tégument rigide du sternum et la lumière du canal est normalement occupée par du tégument flexible ; la paroi se compose de la cuticule et d'un épithélium. Près de la vulve, les muscles sont parallèles au vagin ; les latéraux sont attachés au sternum à une certaine distance de l'orifice.

Dans le *type « concave »* décrit par Hartnoll (*loc. cit.*) en détail chez le genre *Hyas* Leach, un côté de la paroi vaginale, à la cuticule souple et flexible, s'invagine dans l'autre. Ainsi, normalement, la lumière du vagin est close. Les muscles sont insérés sur la face invaginée du vagin ; ils ont une direction ventro-latérale, jusqu'à leur insertion sur le sternum. Par leur contraction, ils écartent la paroi invaginée et permettent l'ouverture de la lumière du vagin. La vulve, arrondie, est couverte par une projection du sternum en forme de capuchon. L'ouverture est normalement fermée par une membrane flexible, continue avec la paroi interne du vagin et qui peut être facilement déplacée par la contraction des muscles vaginaux.

Une complication, qui se rencontre surtout dans le type concave, est l'adjonction d'un *opercule* calcifié qui ferme la vulve (*cf.* Hartnoll, 1964 ; 1965 ; 1968*a*). Le genre *Corystes* Leach présente la particularité d'avoir les conduits génitaux du type « simple » et, en même temps, un opercule très épais (pl. 25, fig. 4-5).

L'opercule est soit mobile, soit immobile. Dans le cas où il est libre et *mobile*, il n'y a aucun obstacle ni à la copulation ni à l'ovulation. Une telle disposition a été bien décrite chez *Cyclograpsus integer* (H. Milne Edwards) : la cuticule épaisse de l'opercule et du bord sternal de la vulve contraste avec la fine cuticule (épicuticule) de la charnière ; les parois interne et externe du vagin sont minces et flexibles. Grâce à la contraction des muscles qui s'attachent au bord interne du vagin et à l'opercule, le vagin se dilate et l'opercule s'ouvre.

Dans les cas où l'opercule est *immobile*, la copulation et l'ovulation n'ont lieu qu'à des périodes définies, pendant lesquelles intervient une mobilité temporaire. *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) possède un opercule fixé par la base rigide de la paroi externe du vagin. L'opercule ne peut normalement se mouvoir qu'après la mue, au moment où le nouveau tégument n'a pas encore durci. Mais une autre possibilité existe : ainsi, par exemple chez *Dorippe lanata* (Linné) (*cf.* pl. 25, fig. 8-9) et chez *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (*cf.* pl. 25, fig. 4-5), on observe au cours du cycle d'intermue une décalcification locale durant un temps déterminé, qui a pour effet de rendre l'opercule flexible pour la copulation et l'ovulation. On s'explique ainsi pourquoi on a observé des ovulations pendant l'intermue et des copulations avec des femelles « dures » (Vernet-Cornubert, 1958).

Hartnoll (1968*a*) s'est demandé si les structures génitales femelles — et, dans l'affirmative, lesquelles — avaient une signification pour l'établissement des liens phylogénétiques.

La présence ou l'absence d'un opercule ne semble pas revêtir, à ce point de vue, une importance particulière. L'acquisition d'un opercule est une tendance qui se manifeste dans des groupes éloignés : à partir du type « simple » dans le genre *Corystes* Latreille ; à partir du type « concave », d'une part, dans le genre *Dorippe* Weber et, d'autre part, chez les Catométopes. Elle peut ne pas émerger dans deux genres pourtant très proches : par exemple, *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards) est du type « concave » sans opercule, *Plagusia depressa* (Fabricius) est du type « concave » avec opercule mobile.

Un opercule étant présent, on ne peut attribuer à sa mobilité ou à son immobilité qu'une faible valeur taxonomique. La différence entre les deux états paraît plutôt mineure : l'opercule mobile l'est

Source : MNHN, Paris

pendant toute l'intermue ; l'opercule immobile devient flexible pendant une certaine période de celle-ci. Du reste, on trouve à l'intérieur du même genre, à savoir *Pachygrapsus* Randall, les deux dispositions : *P. transversus* (Gibbes) avec opercule mobile, *P. marmoratus* (Fabricius) et *P. gracilis* (de Saussure) avec opercule fixe.

La différence fondamentale qui, elle, doit être prise en considération, c'est la forme du vagin « simple » ou « concave ». D'après les données connues actuellement, les deux types ne semblent pas être présents chez les membres d'une même famille.

Nous ne reproduisons pas ici le tableau dressé par Hartnoll (*loc. cit.*, tabl. 1) car nous ne suivons pas exactement la même classification. Nous ne ferons qu'une énumération soit de la famille, soit seulement du genre, étudié par cet auteur. Il est bien évident que ces données sont à compléter et préciser.

1) Type « simple »

Corystes — *Atelecyclus* — *Thia* — *Cancer* — *Perimela* — *Calappa* — Portunidae — *Potamonautes*.

2) Type « concave »

Dorippidae — Leucosiidae — Majidae — Parthenopidae — Xanthidae (*Pilumnus hirtellus*, *Xantho floridus*) — Ocypodidae — Pinnoteridae — Grapsidae — Gecarcinidae — Palicidae — Hymenosomatidae.

Toujours d'après Hartnoll (*ibid.*), tous les Catométopes *sensu lato* auraient un vagin du type « concave ». *Goneplax rhomboides* (Linné) a un vagin de type intermédiaire, ce qui est en faveur de la théorie selon laquelle les Goneplacidae représentent un groupe de transition entre Cyclométopes et Catométopes.

A la lumière de nos propres recherches, les constatations d'Hartnoll (*ibid.*) conduisent aux réflexions suivantes. Les Crabes qui sont généralement placés à la base des Brachyoures vrais, c'est-à-dire les Corystoidea de la conception de Bouvier (1942) ou les Corystidae de la classification de Balss (1957) ont un vagin de type « simple ». C'est parmi eux que nous avons observé un sternum thoracique étroit, à sutures intersegmentaires complètes, une cavité sterno-abdominale peu développée. Les Cancridae sont dans le même cas. Si l'on considère les Oxystomata (*sensu* Balss), on voit que les formes à plastron étroit et sutures antérieures faiblement interrompues (Calappinae) possèdent un vagin du type « simple », tandis que les Dorippidae et les Leucosiidae, au plastron élargi et aux sutures toutes incomplètes, ont un vagin de type « concave ». Les Xanthidae, les Majidae et toutes les familles de Catométopes possèdent un vagin de type « concave ». On peut s'étonner de rencontrer un vagin de type « simple » chez les Portunidae, alors qu'il est « concave » chez les Xanthidae. Le vagin serait de type « simple » chez les Potamidae, mais une révision détaillée reste à faire car certains représentants de cet immense groupe sont peut-être différemment conformés. On peut conclure, sans trop généraliser, que le type de vagin dit « simple » représenterait une structure plésiomorphe par rapport au type « concave » qui serait la tendance apomorphe.

2. *VULVES NON RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN*

Nous avons observé des cas fort curieux où les vulves ne sont pas incluses dans la cavité sterno-abdominale : soit parce que l'abdomen de la femelle est trop court pour recouvrir les orifices, soit parce qu'elles sont situées latéralement sur le sternite 6 de part et d'autre de l'abdomen.

a) Abdomen de la femelle pubère n'atteignant pas le sternite 6

Genre *Corystes* Latreille

Dans ce genre, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale (pl. 9, fig. 1). Chez la femelle pubère, l'abdomen demeure court et en position dorsale dans sa partie antérieure, tout comme l'est

Source : MNHN, Paris

l'abdomen mâle. Les vulves, recouvertes normalement par un opercule (pl. 25, fig. 4, 5) et qui s'ouvrent au milieu du sternite 6, pourtant situé assez postérieurement, ne sont pas protégées par l'abdomen ; seule, l'extrémité des longs pléopodes sétifères qui s'échappe de celui-ci atteint les orifices femelles.

GENRE *Pseudocorystes* H. MILNE EDWARDS

La disposition (*cf.* fig. 20B) se présente comme chez *Corystes*. L'abdomen femelle, relativement peu élargi mais muni de pléopodes longs et plumeux, est trop court pour recouvrir les vulves, placées assez en avant sur le sternite 6 (pl. 25, fig. 6). Il n'y a pas d'opercule comme chez *Corystes*, seulement une membrane déprimée.

? GENRE *Nautilocorystes* H. MILNE EDWARDS

Nous n'avons pas pu examiner d'exemplaire femelle de ce genre. Comme chez *Corystes* et *Pseudocorystes*, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale. L'abdomen, chez le mâle, est un peu plus long que chez les genres précédents : le telson se place sur la partie antérieure du sternite 6. L'avant-dernier segment abdominal demeure néanmoins éloigné du sternite 5 et, bien qu'il y ait présence de crochets sternaux (en position tout à fait postérieure), le dispositif d'accrochage ne peut être fonctionnel (fig. 20C ; pl. 23, fig. 5). Partant de cela, on peut supposer que l'abdomen de la femelle demeure court, peu différent de l'abdomen mâle. Selon leur localisation sur le sternite 6, les vulves seront recouvertes ou non par l'abdomen ; si elles sont placées latéralement, elles risquent d'être laissées à découvert comme nous le verrons plus loin chez certains genres (*Erimacrus* Benedict, *Telmessus* White, *Bellia* H. Milne Edwards).

GENRE *Orithyia* FABRICIUS (pl. 14, fig. 7-9)

Dans ce genre, à cavité sterno-abdominale notablement excavée et très allongée, notamment chez la femelle, l'abdomen demeure court. Une femelle pubère (à l'état sec) de 64 × 60 mm d'*O. sinica* (Linné) montre un telson n'atteignant pas, semble-t-il, la suture 6/7 : en conséquence, les larges vulves, assez latérales, restent à découvert sur le sternite 6.

b) Position très latérale des vulves

Dans quelques cas, exceptionnels, l'abdomen de la femelle pubère est d'une longueur suffisante pour atteindre le sternite 6, mais les vulves sont situées latéralement sur le sternite 6 en dehors de la cavité sterno-abdominale.

Trois genres de Brachyoures présentent une disposition particulière des orifices génitaux femelles : ce sont les genres *Erimacrus* Benedict et *Telmessus* White, Atelecyclinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1635), ainsi que le genre *Bellia* H. Milne Edwards, Bellüdae (*sensu* GUINOT, 1976). Les vulves s'ouvrent très latéralement sur le sternite 6, en dehors de la cavité sterno-abdominale : l'abdomen n'est — pour ainsi dire — pas assez large (même chez les femelles pubères) pour les recouvrir (à l'inverse de cas précédents où l'abdomen est « trop court »). Les vulves sont donc complètement exposées.

Chez *Erimacrus* et chez *Telmessus*, la localisation latérale des vulves est très accentuée (*cf.* pl. 25, fig. 1-3). Ces deux genres, qui ont en commun de nombreux caractères fondamentaux, offrent la même singularité quant aux orifices femelles. Une petite division devra être spécialement créée pour eux dans la classification.

Dans le genre *Bellia*, la tendance est moins poussée (fig. 39A-C) et il faudrait, à notre avis, consulter un matériel plus important que nous ne l'avons pu. Néanmoins, là aussi les vulves se présentent comme latérales par rapport à l'abdomen, surtout chez les spécimens de taille petite et moyenne. Il est intéressant de noter

Source : MNHN, Paris

que les vulves sont situées *dans* la cavité sterno-abdominale chez les trois autres genres de Belliidae (fig. 39D-F).

Parmi les Brachyoures que nous avons examinés, *Erimacrus*, *Telmessus* et *Bellia* sont les seuls à présenter une telle conformation (à l'état adulte ; *cf. infra*).

Genres *Erimacrus* Benedict et *Telmessus* White [1]

Chez *Erimacrus isenbeckii* (Brandt) (pl. 25, fig. 1, 2), dont nous n'avons vu qu'un spécimen, une femelle de 37 mm de large, les vulves se présentent comme deux fentes transversales dans la partie antérieure du sternite 6, de part et d'autre de l'abdomen. Un bourrelet peu saillant longe le bord postéro-interne. La vulve est recouverte par une membrane épaisse qui ne laisse qu'un étroit orifice antérieur. Le pléopode 1 mâle correspondant à cette disposition femelle a été figuré par Kim (1973, fig. 117C, D) : l'extrémité porte un lobe effilé, sclérifié. Chez *Erimacrus*, les vulves sont donc totalement exposées, seulement en partie masquées par la pilosité qui garnit le sixième segment abdominal, dont les bords sont à peine concaves, et par les soies que portent les pléopodes.

Chez *Telmessus cheiragonus* (Tilesius) (pl. 25, fig. 3), la disposition est la même avec, en plus, deux particularités.

a) La région vulvaire est compliquée, la cuticule avoisinante se soulevant en replis saillants ; de fait, la zone vulvaire couvre presque toute la longueur du sternite 6. On distingue un épais bourrelet postéro-interne, de forme incurvée et séparé par un creux accentué d'une saillie antéro-externe. La vulve elle-même est fermée, semble-t-il complètement, par une membrane relativement flexible. L'ouverture séminale du pl1 mâle (fig. 65E, E1) n'est pas terminale mais au contraire latérale : l'apex, fortement sclérifié, s'appuie peut-être dans la concavité antérieure de la région vulvaire et le sperme serait déposé à l'entrée de la vulve.

b) Le bord du sixième segment abdominal s'échancre fortement et forme une concavité de sorte qu'il laisse apparaître dans toute son étendue la vaste région vulvaire. Nous avons observé la même disposition chez trois exemplaires, de 41 à 52 mm de largeur de carapace. Les vulves sont seulement protégées par l'épaisse pilosité qui borde l'abdomen. L'échancrure de l'abdomen femelle est très significative du processus engagé chez ces formes : les vulves sont à nu, très près de la coxa de p3, et l'abdomen semble — pour ainsi dire — conformé de façon à ne pas les recouvrir.

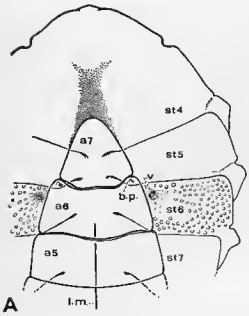
Benedict (1892, p. 225-226, pl. 26, fig. 3) a signalé l'incision du bord latéral du sixième segment abdominal qui caractérise *Telmessus cheiragonus* et qui laisse exposé, de chaque côté, l'orifice génital femelle ; chez *T. acutidens* Stimpson, où le bord abdominal n'est pas échancré, les vulves sont également à découvert. A

1. Nous remercions le Dr M. Türkay qui a bien voulu nous faire part de ses remarques à propos des vulves des genres *Telmessus* et *Erimacrus*.

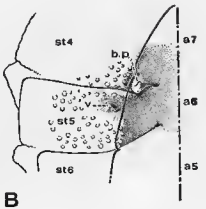
Fig. 39 A-F. — Orifices génitaux femelles chez les Belliidae. A l'intérieur de cette famille, seul le genre *Bellia* H. Milne Edwards possède des vulves externes à la cavité sterno-abdominale, non recouvertes par l'abdomen (fig. A-C). A, B, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 29 × 25,4 mm, [Tahiti] (MP-B2 : 2) : A, vue d'ensemble montrant la situation latérale des vulves, de part et d'autre de l'abdomen (× 3) ; B, *id.*, détail de la vulve et du crochet du dispositif d'accrochage de l'abdomen, encore présent chez une femelle de cette taille (× 4) ; C, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ ovigère 39,5 × 36 mm, [Rio de Janeiro] (MP-B2098S) : vulve très élargie et crochet de l'appareil d'accrochage remplacé par une sorte de bourrelet. (Abdomen non représenté) (× 2,8). D, *Corystoides abbreviatus* A. Milne Edwards, syntype, ♀ 13,5 × 12,2 mm, Rio de la Plata (MP-B3) : à cette taille, vulves déjà bien élargies et disparition du crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen. E, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♀ 17 × 23 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) : femelle à abdomen élargi et larges vulves, avec une proéminence latérale externe. (Pilosité non représentée). F, *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, cotype, ♀ 18 × 21 mm, Patagonie (MP-B7) : vulves avec une forte proéminence en arrière de l'orifice.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

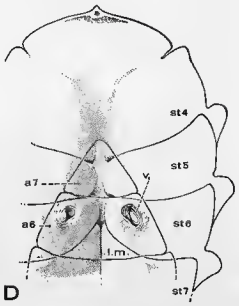


A

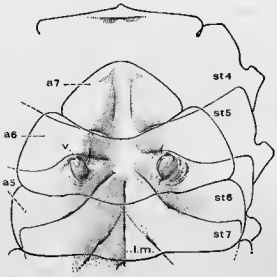


B

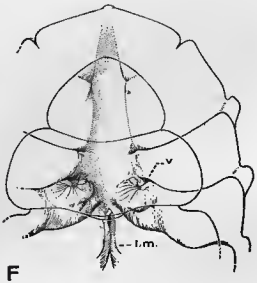
C



D



E



F

Source : MNHN, Paris

propos de *T. cheiragonus*, Benedict (*ibid.*, p. 226) écrit : « The females in the lot collected by Dr Streets have these genital openings stopped up with a ragged looking plug, which more or less completely fills up the ear-like external part of theses organs and even bulges out from them quite prominently [...] Dissection shows that the plug extends to the point where the duct widens into the seminal receptacle, where it terminatès in a thin membranous funnel ».

Urita (1936, p. 81-83, fig. 4-6) confronte à nouveau les deux espèces japonaises de *Telmessus* : chez des femelles de plus de 37 mm de long et récoltées en mai et en juin, les vulves sont recouvertes par « a big plug of dirty rag-like substance ». Selon Urita, chez *T. acutidens*, la région vulvaire est déprimée et ovoïde, avec l'orifice s'ouvrant à la pointe la plus étroite ; chez *T. cheiragonus*, « the plastron at the periphery of the genital pore of the female, and especially its inner portion, is thickened and surrounds the genital pore, forming a semicircular banklike elevation, and just opposite to this elevation, there is a tubercle. This tubercle together with the semicircular elevation has an ear-like appearance » (Urita, 1936, p. 83).

Chez ces deux genres, les vulves sont donc plus écartées que chez les Crabes où les vulves, cachées par l'abdomen, ont nécessairement une position plus proche de l'axe longitudinal médian. Les pléopodes doivent certainement se disposer différemment lors de la copulation. Chez *Telmessus* et chez *Erimacrus*, les appendices sexuels sont écartés à la base et leur extrémité est épaissie, sclérifiée. La copulation serait intéressante à observer.

Il serait également très utile d'étudier le développement ontogénique des vulves et leur position à différents âges et tailles de ces deux genres de Crabes.

Genre *Bellia* H. Milne Edwards

Chez *Bellia picta* H. Milne Edwards, plus précisément chez les spécimens impubères, au lieu de déboucher sur la portion sternale recouverte par l'abdomen, c'est-à-dire dans la cavité sterno-abdominale, les conduits génitaux femelles s'ouvrent en dehors de celle-ci, loin de l'axe céphalothoracique, sur la portion découverte du sixième sternite thoracique (fig. 39A, B). Les vulves ne sont pas protégées par l'abdomen et apparaissent à nu. Nous avons observé une telle disposition chez deux jeunes *Bellia* femelles de 25 × 22 mm et 29 × 25,4 mm : chez la plus grande femelle, les vulves sont situées sur le plastron assez loin du bord externe de l'abdomen ; chez la plus petite, l'abdomen empiète légèrement sur la vulve. Chez ces femelles, les orifices femelles sont éloignés des crochets sternaux du dispositif bouton-pression, qui, à cette taille, est peut-être encore fonctionnel.

Chez une *Bellia* ovigère de 39,5 × 36 mm (fig. 39C), où l'on ne peut rabattre l'abdomen car le spécimen est sec et, en plus, porte des œufs, les vulves se sont considérablement élargies : elles sont situées latéralement sur le plastron sternal et, malgré l'élargissement de l'abdomen, ne sont pas recouvertes en totalité par celui-ci. Il faudrait étudier la conformation sur du matériel frais.

Ainsi, le genre *Bellia* se singularise dans les deux sexes. Chez le mâle, l'abdomen est si court qu'il ne remplit pas la cavité abdominale et que les crochets de l'appareil d'accrochage sont à découvert, sans possibilité de se coapter aux fossettes abdominales correspondantes. En revanche, chez les trois autres genres de Belliidae, les orifices génitaux femelles s'ouvrent « normalement » (fig. 39D-F) et le dispositif bouton-pression est fonctionnel.

3. *VULVES RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN*

Chez les Crabes autres que ceux mentionnés précédemment, les vulves sont situées dans la cavité sterno-abdominale et donc recouvertes par l'abdomen. C'est du moins ce que nous avons observé chez les nombreux Brachyoures, généralement à l'état adulte, que nous avons examinés. Chez les femelles impubères nous n'avons pas vu de cas avec vulves latérales, mais cela provient peut-être du fait que nous n'avons eu sous les yeux qu'un matériel peu important de juvéniles.

Ryan (1967*a*, p. 717) écrit en effet à ce sujet : « It was observed, from the first crab stage, that female *Portunus sanguinolentus* could be recognized by the presence of the paired oviduct openings

Source : MNHN, Paris

which appear on the sternites of the 6th thoracic segment, lateral to the abdomen. In progressively larger juvenile females, these ' move ' beside and then under the abdomen as the abdomen widens in larger instars and the sternal depression similarly widens to accomodate it ». Il sera donc utile de bien déceler l'emplacement des vulves chez les jeunes femelles de Brachyoures. Le Dr R. G. Hartnoll, auquel nous avons demandé son opinion sur cette question, nous a répondu (*in litt.*, July 1975) : « Certainly I have never noticed, in crabs which I have studied, that the vulvae are not covered by the abdomen in immature females. I think that the condition in *Portunus sanguinolentus* must be unusual ».

Nous allons maintenant passer spécialement en revue quelques genres de Brachyoures à sternum thoracique étroit et appareil d'accrochage particulier, avant de dire quelques mots sur les vulves des Brachyoures dans leur ensemble.

Genre *Peltarion* Jacquinot

Ce genre possède certains caractères plésiomorphes (cavité sterno-abdominale non complètement coaptée avec l'abdomen ; appareil d'accrochage de l'abdomen présent mais non fonctionnel : fig. 20D). L'abdomen femelle est juste assez allongé pour recouvrir les vulves situées dans la partie antérieure et submédiane du sixième sternite. Alors que chez les genres *Corystes*, *Nautilocorystes*, *Pseudocorystes* (*cf. supra*) le dimorphisme entre abdomen mâle et abdomen femelle est faible, ce dernier est plus développé chez *Peltarion* : en quelque sorte, l'abdomen demeure trop court chez le mâle pour que le dispositif d'accrochage puisse être fonctionnel, tandis que chez la femelle l'abdomen s'agrandit suffisamment pour recouvrir les vulves. L'examen du squelette endophragmal chez un mâle (pl. 11, fig. 1) et chez une femelle (pl. 11, fig. 2) de *P. spinulosum* (White) nous révèle ce dimorphisme sexuel accentué. Chez *Peltarion spinulosum*, la vulve, de forme arrondie, est recouverte par une membrane assez fine et flexible.

Genre *Trachycarcinus* Faxon

Chez la femelle pubère, l'abdomen, très élargi, remonte au niveau des p1 et recouvre donc les vulves du sternite 6.

Genres *Kraussia* Dana [et *Paraxanthus* Lucas]

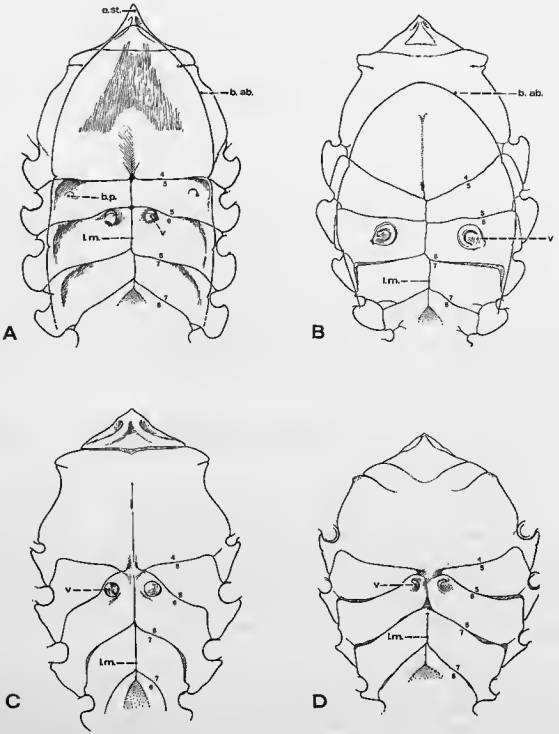
Nous n'avons pas examiné de femelles du genre *Paraxanthus* mais il est probable que la disposition est la même que chez *Kraussia*.

On note chez *Kraussia* un net dimorphisme entre abdomen mâle (fig. 22A) et abdomen femelle ; les vulves, placées tout au fond de la cavité sterno-abdominale, près de la ligne médiane et dans la portion tout à fait antérieure du sternite 6, apparaissent comme deux fentes longitudinales ou obliques, très proches l'une de l'autre. Ces vulves sont donc largement recouvertes par l'abdomen. La localisation et la forme des vulves diffèrent sensiblement de ce qui existe dans le genre *Thia* Leach.

Genre *Thia* Leach

L'abdomen de la femelle pubère, plus élargi que celui du mâle (fig. 20A), recouvre totalement en largeur le plastron, extrêmement étroit, et notamment les larges vulves situées au milieu du sternite 6. Ces dernières se présentent comme de vastes orifices, recouverts par une membrane fine, molle, et laissent ouverte une fente transversale. Il faudra vérifier, sur du matériel récolté tout au long de l'année, si cet orifice est permanent.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Autres Brachyoures

Nous ne continuerons pas la description des vulves chez les autres Brachyoures. Chez tous, au moins chez ceux que nous avons examinés, la cavité sterno-abdominale contient les vulves. Celles-ci sont donc toujours recouvertes par l'abdomen, sauf peut-être aux stades juvéniles ainsi que Ryan (1967*a*, p. 717) l'a constaté chez *Portunus sanguinolentus* (*cf. supra*). Même dans un genre comme *Callinectes* Stimpson (pl. 24, fig. 1, 2), où la cavité sterno-abdominale est extrêmement étroite, les vulves se trouvent complètement abritées à l'intérieur de celle-ci car elles sont très rapprochées. Autre exemple : le genre *Dorippe* Weber (pl. 25, fig. 8, 9), où les vulves, placées assez en avant sur le sternite 6, sont tout juste recouvertes par le telson qui s'insère entre deux saillies du sternite 5.

Pour résumer, en se référant à la classification de Balss (1957), les Oxystomata (sauf le genre *Orithyia*, *cf. supra*), les Oxyrhyncha et les Brachyrhyncha ont tous les vulves localisées dans la cavité sterno-abdominale.

Exemple de la sous-famille des Platyxanthinae Guinot, 1977

Nous avons voulu voir si, dans d'autres familles que les Grapsidae et les Gecarcinidae ainsi que dans le genre *Callinectes*, les vulves constituaient un élément diagnostique. La nouvelle sous-famille que nous avons établie, les Platyxanthinae, est un exemple de l'utilisation des vulves comme caractère spécifique. Chez aucun des trois genres, un opercule ne semble être présent.

Dans le genre *Platyxanthus* A. Milne Edwards, l'espèce type *P. orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas) possède des vulves s'ouvrant largement sur le sternite 6 et munies seulement d'une étroite saillie qui s'avance au-dessus de l'ouverture, vers l'angle antéro-externe. Chez *P. patagonicus* A. Milne Edwards (fig. 41C), les vulves sont ovoïdes transversalement, avec un contour irrégulier. *P. crenulatus* A. Milne Edwards a des vulves également ovoïdes mais disposées obliquement et avec un épaississement vers l'angle antéro-externe.

Le genre *Pelaeus* Eydoux et Souleyet, représenté par une unique espèce, *P. armatus* Eydoux et Souleyet, a des vulves au contour un peu irrégulier (fig. 41D), un peu étirées du côté externe et munies d'une petite avancée au milieu du bord antérieur.

Dans le genre *Homalaspis* A. Milne Edwards, monospécifique avec *H. plana* (H. Milne Edwards), les vulves sont recouvertes par une épaisse protection triangulaire qui recouvre une grande partie de l'orifice (fig. 41A, B).

A. POSITION DES VULVES SUR LE STERNUM THORACIQUE

Chez les Brachyoures sternitrèmes, les vulves sont situées sur le sternite 6. Dans les cas où elles sont voisines du plan sagittal médian, elles se trouvent rapprochées l'une de l'autre ; ailleurs, un écart plus ou moins grand les sépare. Selon les genres, elles sont placées différemment sur le sternite 6 : soit au milieu, soit dans sa partie antérieure, soit dans sa partie postérieure.

Fig. 40. — Sternum thoracique et abdomen chez la femelle. Position des vulves. (Ornementation et pilosité non représentées).

A, *Carpilius convexus* (Forskål), ♀ 74 × 104 mm, Madagascar, G. Petit coll., Balss det. (MP) (× 1,8). Les lignes de suture sont continues comme chez le mâle (cf. pl. 10, fig. 2). A cette taille, le crochet sternal du dispositif bouton-pression est encore en face de la fossette sous-abdominale.

B, *Menippe nodifrons* Stimpson, ♀ 51 × 74 mm, Guinée portugaise, chenal entre Rouban et Buhak, Exp. « Sylvana » 1914, st. 100, Bouvier det. *Menippe rudis* A. Milne Edwards (MP) (× 1,8). Les sutures sont continues alors que, chez le mâle (cf. pl. 12, fig. 1), les deux premières sont interrompues à très faible distance.

C, *Daira perlata* (Herbst), ♀ 27,5 × 40 mm, Tahiti, F. Chardis coll., Forest et Guinot det. (MP) (× 2,5). Les sutures antérieures n'ont pas le même tracé que chez le mâle (*cf.* fig. 21C).

D, *Xantho incisus incisus* (Leach), ♀ 32 × 54 mm, Roscoff, île Verte, Forest coll. 1973, J. Panouse det. (MP) (× 2,5). (*Cf.* le plastron sternal chez le mâle : fig. 22D).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

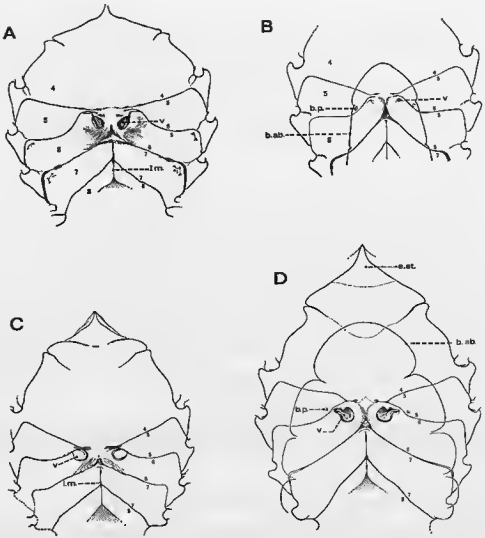


Fig. 41. — Sternum thoracique et position des vulves de la femelle chez les Platyxanthinae Guinot, 1977. (Pilosité non représentée). (Voir le plastron sternal mâle, fig. 25 A-D).

Fig. 41 A-B. — *Homalaspis plana* (H. Milne Edwards), Chili, Valparaiso, C. E. Porter 1911, Porter det., Bouvier verif. (MP). A, ♀ ovigère 86,6 × 130 mm. (Abdomen non représenté) (grandeur nature). Les vulves sont très élargies et les crochets du dispositif d'accrochage de l'abdomen ont disparu ; B, ♀ immature 30 × 40 mm (× 2,6). (On a représenté seulement le contour externe de l'abdomen). Les vulves sont petites ; les crochets du dispositif bouton-pression sont présents et se coaptent avec les fossettes situées à la face interne du sixième segment de l'abdomen.

Fig. 41 C. — *Platyxanthus patagonicus* A. Milne Edwards, holotype, ♀ puhère 74 × 102 mm (état sec et en mauvais état), Patagonie, M. d'Orbigny (MP-B2778S) (grandeur nature).

Fig. 41 D. — *Pelaeus armatus* Eydoux et Souleyet, syntype, ♀ ovigère 44 × 62,3 mm (état sec), la « Bonite », « Iles Sandwich ». (Localité sans doute inexacte) (MP-B2738S) (× 2). (Seul le contour de l'abdomen a été représenté). A côté des vulves élargies, on distingue les crochets vestigiaux sur le sternite 5.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

La détermination de l'emplacement des vulves est facile chez les Crabes à sutures sternales complètes : *Carpilius* Leach (fig. 40A), *Daira* de Haan (fig. 40C), *Menippe* de Haan (fig. 40B). Il est également aisé de situer les vulves sur le sternite 6 chez les Brachyoures avec sutures sternales antérieures interrompues par une faible ou moyenne distance entre leurs terminaisons internes. C'est cette disposition qui se rencontre chez la majorité des Crabes : par exemple, *Calappa* Weber (pl. 24, fig. 3), *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 9-10), *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello) (fig. 42 ; pl. 24, fig. 4-5), *Xantho* Leach (fig. 40D), *Dacryopilumnus eremita* Nobili (pl. 25, fig. 7), *Hexapus sexpes* (Fabricius) (pl. 24, fig. 6), etc.

Mais, dans les cas de Crabes à plastron très élargi et à sutures intersegmentaires présentes seulement sur les côtés, les orifices génitaux femelles débouchent dans la *zone médiane indivise*. Par exemple, chez *Pinnixa transversalis* (H. Milne Edwards) (pl. 24, fig. 8), dans la cavité incubatrice les vulves paraissent antérieures au sternite 6. Deux familles sont tout à fait typiques d'une localisation apparemment « aberrante » des vulves : ce sont les Palicidae et les Hymenosomatidae.

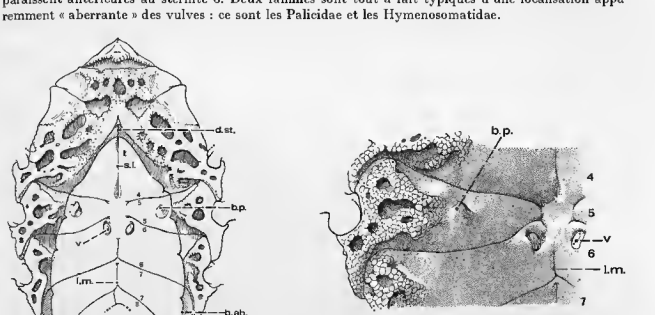


Fig. 42. — Sternum thoracique chez la femelle de *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), 20,5 × 29,3 mm, golfe de Guinée, Annobon, Exp. « Calypso » 1956, st. 53, Forest et Guinot det. (MP). (Voir le plastron sternal mâle chez *Glyptoxanthus erosus*, fig. 23B). A gauche, plastron sternal en entier (× 7). (Seul le contour de l'abdomen a été dessiné) ; à droite, détail des sternites 5 et 6 avec, respectivement, le crochet et la vulve (× 7,3). (L'abdomen n'a pas été représenté : on fait bien la distinction entre la surface lisse de la cavité sterno-abdominale et le reste du plastron, qui est corrodé).

On notera la cavité sterno-abdominale bien délimitée, ébauche d'une véritable cavité incubatrice, et la persistance, chez une femelle de grande taille, des crochets de l'appareil d'accrochage de l'abdomen sur le sternite 5, en correspondance avec les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Palicidae (= Cymopoliidae)

Dans cette famille, le sternum thoracique, fortement élargi, n'est sillonné par des sutures que dans sa partie latérale, chez le mâle (fig. 30G) comme chez la femelle.

Chez la femelle pubère (pl. 24, fig. 9), il y a formation d'une vaste cavité incubatrice qui couvre la totalité du sternum thoracique à l'exception des bords et de la partie tout à fait antérieure. Les vulves sont situées très antérieurement, dans une zone sternale qui semble appartenir au sternite 5,

Source : MNHN, Paris

voire au sternite 4. Mais, comme cette zone est indivise, il n'est pas évident que les vulves appartiennent à ces somites plus qu'au somite 6. Les carcinologistes, aussi bien Borradaile (1907), Rathbun (1918, p. 15 ; 1930, p. 9) que Balss (1957, p. 1667), localisent les vulves sur le segment de la première paire de péréiopodes (somite 4) ou sur le segment de la première paire de pattes ambulatoires (somite 5) : s'il en était vraiment ainsi, les Palicidae se différencieraient de tous les autres Crabes, dont les vulves appartiennent au somite 6. Or, en disséquant le système nerveux, à savoir en montrant une conformation similaire chez *Carcinus* et chez *Palicus*, Hartnoll (1968*a*, p. 296, fig. 14) a démontré que la paire de vulves des Palicidae (= Cymopoliidae) dépendait du somite 6, comme chez l'ensemble des Brachyoures.

Dans le genre *Carcinus* Leach, de la masse ganglionnaire nerveuse thoracique part une paire de nerfs en direction de chaque péréiopode : le nerf qui rejoint p3, c'est-à-dire celui du somite 6, passe en avant de la vulve. Chez *Palicus* Philippi (fig. 31), la disposition est la même : pour rejoindre p3, le nerf du somite 6 passe *antérieurement à la vulve*, où il côtoie le nerf du somite 5 (rejoignant p2). Le passage du nerf du somite 6 en avant de la vulve montre bien que l'orifice femelle appartient non pas au somite 5 mais au somite 6.

La disposition est donc « normale » chez les Palicidae, même si les apparences font penser à un emplacement atypique des ouvertures génitales femelles.

Hymenosomatidae

Comme dans la famille précédente, les vulves sont placées très antérieurement, à peu près au niveau des chélipèdes, et au fond d'une large cavité incubatrice.

Plusieurs carcinologistes ont fait mention de la position aberrante des vulves chez les Hymenosomatidae, à savoir sur un sternite antérieur au sternite 6 (Barnard, 1950, p. 67 ; Richer de Forges, thèse non publiée, 1976). Or, comme dans le cas des Palicidae, il n'est nullement évident que les orifices femelles appartiennent au somite 4 ou 5. En effet, la plus grande partie du sternum thoracique n'est pas traversée par des sutures : celles-ci sont incurvées et confinées aux régions latérales du plastron chez le mâle (fig. 30A-B ; pl. 20, fig. 8) comme chez la femelle. Les conduits génitaux femelles débouchent dans la *partie indivise* de la cavité incubatrice (pl. 24, fig. 10).

Nous n'avons pas disséqué le système nerveux pour vérifier, grâce au trajet des nerfs, si les vulves appartenaient bien au somite 6. Toutefois, le tracé des sutures, convergeant fortement vers l'avant, rend plausible l'hypothèse que les vulves, lors de l'élargissement du plastron et de la fusion médiane des somites thoraciques, ont été simplement refoulées dans la région antérieure sans pour autant cesser de dépendre du somite 6.

Chez certains Hymenosomatidae, le fond de la cavité incubatrice est réduit à une fine membrane qui laisse voir en transparence les organes internes (*cf.* pl. 24, fig. 10 : *Elamena pilosa* A. Milne Edwards) : la décalcification, qui est générale chez ces Crabes, semble toucher encore plus cette partie du corps.

Dans le genre *Elamenopsis* A. Milne Edwards, nous avons observé une femelle ovigère à cavité incubatrice réduite.

IV. LE RÔLE DE LA MUE DANS LA COPULATION

Il est bien évident que, pour l'étude morphologique des vulves, la comparaison doit porter sur des femelles se trouvant à un stade analogue de leur vie prépubérale ou postpubérale et à une phase similaire par rapport à la copulation et à l'ovulation. En général, les vulves sont peu développées, étroites et pourvues d'un petit orifice jusqu'à la mue de puberté, puis s'élargissent et prennent leur structure adulte. De même que les pléopodes mâles n'acquièrent leur véritable morphologie qu'au-delà d'une certaine mue, les vulves n'accèdent à leur structure définitive qu'après une croissance bien déterminée. Des modifications de la vulve et des parties annexes interviennent au moment de la copulation et de l'ovulation : ces phénomènes sont relativement peu connus.

Source : MNHN, Paris

Ainsi, chez certains Crabes, la copulation est empêchée par des facteurs physiques ; chez les Majidae, les vulves ne deviennent assez larges pour permettre l'accouplement qu'après la mue de puberté (HARTNOLL, 1963). Chez d'autres, tels les Grapsidae, il n'en est pas de même et ce sont des mécanismes physiologiques qui font obstacle à la copulation avant que soit atteinte la maturité sexuelle (HARTNOLL, 1969).

On sait que les mâles copulent seulement lorsqu'ils ont un test dur, tandis que les femelles s'accouplent, soit avec un test mou, soit avec un test dur. Une idée longtemps admise fut que les femelles ne pouvaient être fécondées qu'après avoir mué : la raison principale en est que les espèces les plus couramment étudiées (*Cancer*, *Carcinus*, etc.) appartiennent, par hasard, à la catégorie de Crabes dont les femelles copulent seulement après la mue, c'est-à-dire lorsqu'elles sont molles. C'est le cas, donc, des Cancridae et des Portunidae. Chez les Majidae, les deux situations se rencontrent : cela peut s'expliquer par le fait que, dans cette famille, la mue de puberté correspond à la dernière mue. On peut supposer que les espèces qui copulent à l'état mou viennent d'accomplir leur mue de puberté ; par la suite, les femelles ne peuvent plus s'accoupler que nanties d'un test dur puisqu'il n'y a plus de mues.

Chez la plupart des Grapsidae et des Ocypodidae, l'accouplement se fait lorsque la femelle est dure. Chez nombre d'espèces de ces familles, un opercule clôt le vagin. Si l'opercule est mobile, il n'y a d'obstacle à la copulation à aucun moment du cycle. Si l'opercule est immobile, la copulation ne peut avoir lieu que s'il devient flexible. C'est le cas normal après une mue générale de l'animal, mais HARTNOLL (1965 ; 1969) a montré qu'une décalcification locale, donc une mue partielle, de l'opercule vulvaire se produisait chez certaines espèces. De telles espèces dotées d'un opercule fixe et fécondées pendant le cycle d'intermue appartiennent à des groupes très divers de Brachyoures : *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (*cf.* pl. 25, fig. 4-5), *Dorippe lanata* (Linné), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), *Aratus pisoni* (H. Milne Edwards), *Goniopsis cruentata* (Latreille), *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards (*cf.* VERNET-CORNUBERT, 1958 ; WARNER, 1967 ; HARTNOLL, 1969).

TÜRKAY (1970 ; 1973 ; 1974) a observé le même phénomène de décalcification locale chez les Gecarcinidae. Ainsi, la copulation n'est pas restreinte à la période qui suit la mue du Crabe et devient en quelque sorte indépendante de l'étape du cycle d'intermue.

Il est intéressant de noter que des Crabes aussi différents que les Corystidae (*sensu* BALSS), que les Dorippidae (*sensu* BALSS) et que les Grapsidae, munis d'un opercule fixe, font intervenir un mécanisme analogue favorisant la copulation.

Le genre *Corystes* Latreille, primitif par de nombreux caractères morphologiques (plastron sternal étroit, sutures intersegmentaires continues, pas de cavité sterno-abdominale, etc.) (pl. 9, fig. 1) et en même temps spécialisé à l'extrême (adaptation à la vie fouisseuse), constitue un cas assez particulier. Les conduits génitaux sont du type « simple », ce que l'on peut considérer comme un caractère plésiomorphe. La vulve est fermée par un opercule rigide, qui devient flexible pendant une période de 12 à 20 jours, à l'époque de la reproduction. La copulation se fait entre un mâle dur et une femelle dure (HARTNOLL, 1968*b* ; 1969, p. 167). La parade prénuptiale est longue, le mâle transportant la femelle pendant plusieurs jours entre ses pinces. L'appariement a lieu sternum contre sternum, les Crabes étant partiellement enfouis. Le mâle lâche alors rapidement la femelle, qui commence à pondre ; les opercules se recalcifient ensuite.

Deux types principaux de mode d'accouplement peuvent être distingués chez les Brachyoures.

Dans le premier groupe (Cancridae, Portunidae), caractérisé par des conduits génitaux femelles du type « simple », la copulation se produit avec une femelle molle. La recherche d'une partenaire par le mâle commence pendant la prémue de la femelle ; il y a un long processus prénuptial et même postnuptial, souvent jusqu'au durcissement du test de la femelle. Les Hymenosomatidae copulent également lorsque la femelle est molle, de même que *Menippe mercenaria* (Xanthidae Menippinae) et aussi certains Majidae qui se trouvent sans doute à l'époque de la mue de puberté.

Le deuxième type de comportement copulatoire concerne les Crabes dont les femelles sont dures au moment de la fécondation. Dans un certain nombre de cas, il y a une parade sexuelle relativement brève avant l'accouplement et ce sont surtout des stimuli visuels, tactiles et auditifs qui entrent en jeu (Xanthidae, certains Majidae, Grapsidae, Ocypodidae). Il n'est pas étonnant de trouver ce mode de reproduction chez des espèces vivant hors de l'eau, semi-terrestres ; l'exemple le plus remarquable est représenté par le genre *Uca* Leach (*cf.* CRANE, 1975).

Source : MNHN, Paris

On peut mettre en rapport la morphologie du vagin, « simple » ou « concave », avec le mode d'accouplement, faisant intervenir une femelle molle ou une femelle dure (HARTNOLL, 1969, p. 178, tableau 1f). Les généralisations ne doivent pas être trop hâtives, étant donné le caractère incomplet des données, mais on peut déjà faire l'hypothèse que la copulation avec femelle molle est un mode plus primitif que la copulation avec femelle dure. Les cas exceptionnels comme celui du genre *Corystes* sont explicables (*cf. supra*).

Les orifices génitaux femelles constituent un système fonctionnel avec les appendices copulateurs mâles, et il nous paraît plus judicieux de traiter de ces derniers (*cf.* le chapitre VII) avant d'aborder, comme une sorte de conclusion, la discussion sur les correspondances morphologiques entre les deux sexes et sur le rôle des organes génitaux dans la phylogenèse.

Source : MNHN, Paris

Chapitre VI

ORIFICES GÉNITAUX MÂLES

Dans son Histoire naturelle des Crustacés (1834-1837), H. Milne Edwards séparait un certain nombre de Brachyoures en Cyclométopes et en Catométopes sur la base de caractères morphologiques externes et internes. Dès lors se trouvait explicitée une différence fondamentale, à savoir que dans un groupe, les *Cyclométopes*, les orifices génitaux du mâle s'ouvrent sur la coxa de la dernière paire de péréiopodes thoraciques et que, dans un autre, les *Catométopes*, ils sont « placés presque toujours sur le plastron sternal lui-même » ou, au moins, se continuent « avec une gouttière transversale creusée dans le plastron et renfermant les verges » (H. Milne Edwards, 1834, p. 264-265, 363-367 ; 1837, p. 1-7).

Dans nos recherches préliminaires sur les Goneplacidae (Guinot, 1969*a*), nous avons tenté de démontrer que la disposition catométope dérive de la cyclométope : l'observation des types variés d'organisation réalisés chez les Goneplacidae (de la conception classique) permet de comprendre les différentes phases et les diverses modalités du processus entraînant le déplacement de l'orifice sexuel en position sternale.

Dans la disposition *cyclométope* typique, l'orifice sexuel mâle est coxal et la partie basilaire de l'abdomen occupe tout l'espace compris entre les coxae des p5, de sorte que le sternum est à ce niveau entièrement recouvert par l'abdomen (exception des Pilumninae *sensu* Balss) et que le bord postérieur de la carapace est complétement séparé du plastron sternal.

Dans la disposition *catométope*, il y a un élargissement de l'ensemble du sternum thoracique, et une partie de celui-ci, plus précisément le sternite 8, est laissée à découvert. Chez les formes primitives, cette partie latérale du sternite 8 devenue visible est réduite et ne se situe qu'au niveau du deuxième segment abdominal, parfois n'apparaissant que comme une minuscule pièce à la limite du deuxième et du troisième segment ; l'orifice mâle demeure donc coxal. Lorsque la partie latérale du sternite 8 s'agrandit, elle tend à se fusionner en avant avec le sternite 7 : les deux régions s'unissent par leurs parties dorsales, par-dessus le pénis, en formant une sorte de gaine où se loge ce dernier. La rencontre des deux zones latérales des sternites 7 et 8 est plus ou moins complète, la réunion des deux bords pouvant n'être qu'ébauchée, partielle (*cf.* fig. 51B, C) ou réalisée sur une longueur réduite (gouttière courte : *cf.* fig. 51D) ; la gouttière peut être développée, allongée, sans qu'il y ait pour autant réunion des bords des sternites 7 et 8 (*cf.* fig. 51A, E). Le pénis ne paraît donc déjà plus sortir de la coxa de p5, où il prend réellement naissance, mais du sternum. Ainsi, à un stade peu avancé, où il n'est pas encore recouvert par les portions latéro-dorsales du sternum, le pénis se couche dans un sillon creusé sur la surface sternale et plus ou moins compris ventralement entre les pièces sternales. À un stade évolué, le prolongement sternal au-dessus du pénis est important, et il y a un isolement complet de ce dernier (*cf.* fig. 51F) : à l'orifice mâle coxal s'ajoute un deuxième orifice, déporté vers l'intérieur et franchement sternal, le plastron étant alors généralement fort élargi. La partie du sternite 8 laissée à découvert peut alors apparaître non seulement au niveau du deuxième segment abdominal mais aussi au niveau du premier, et c'est toute la partie basilaire de l'abdomen qui est séparée du sternum. Il y a, de ce fait, réunion du sternum thoracique avec le bord postérieur de la carapace.

Il est bien évident que la migration de l'orifice sexuel mâle en une position sternale est liée à l'élargissement de la partie postérieure du sternum, mais un autre facteur entre en jeu, à savoir la largeur de l'abdomen lui-même dans sa partie basilaire.

Nous verrons, avec certains cas particuliers, que des Crabes considérés comme Xanthidae par exemple montrent un début d'organisation catométopienne. Il s'agit soit de genres à la limite des Cyclométopes et des

Source : MNHN, Paris

Catométopes — et alors la place à leur attribuer peut faire l'objet de discussions —, soit de formes qui ne sont pas à leur place dans la classification actuelle et doivent être transférées parmi les francs Catométopes.

Nous pensons que l'élément le plus significatif est la tendance à la réunion des sternites 7 et 8 et à la formation d'une gaine pénienne : c'est par ce caractère surtout que se traduit l'organisation catométopienne.

En même temps que se produisent les modifications du plastron sternal et le déplacement de l'orifice sexuel mâle, les caractères anciens intéressant la forme de la carapace, la disposition antenno-orbitaire, la morphologie des pinces, etc., sont remplacés par d'autres. Parfois, les formes intermédiaires offrent une structure composite, avec assemblage de caractères mixtes, intrication de caractères. On peut concevoir que les Goneplacidae tels qu'on les regarde actuellement représentent un certain type d'organisation, un niveau d'évolution, avec une série d'innovations qui leur sont propres et retentissant sur tout l'organisme. Les diverses formes intermédiaires nous donnent l'image des étapes du mouvement évolutif. Vus sous cet angle, les Goneplacidae n'apparaissent plus comme une lignée unique, comme un groupe naturel. Les sous-familles actuellement acceptées qui, du reste, n'ont souvent qu'une unité structurale bien douteuse, réunissent des genres sans liens phylétiques ; elles ont été édifiées sur un ensemble de caractères se retrouvant indépendamment dans des groupes différents, dans des rameaux distincts, parallèles ou divergents.

Si l'on considère les Goneplacidae comme un état, un *niveau*, il importe de reconnaître les rapports réels de parenté entre les formes, de découvrir les groupes naturels, de dégager les lignées provenant d'une même souche et se succédant par filiation. Dans une telle classification, phylogénétique, la compréhension de ce vaste groupement devient à certains égards facilitée, mais tout n'est point résolu et plusieurs points doivent encore être éclaircis.

Nous ne dirons ici que quelques mots concernant les Goneplacidae (*sensu* Balss), qui font l'objet d'une publication spéciale.

Nous nous proposons ici d'étendre à l'ensemble des Brachyoures notre étude de l'orifice génital mâle. Si l'on suit la classification de Balss (1957), l'orifice mâle est coxal chez tous les Brachyoures Dromiacea, chez les Oxystomata (y compris les Tymolinae et les Raninidae), ainsi que chez une partie des Brachygnatha. Parmi ces derniers, tous les Oxyrhyncha et un certain nombre de Brachyrhyncha possèdent un orifice coxal ; chez les autres Brachyrhyncha, l'orifice mâle est indiqué comme sternal.

Chez les Oxystomata, Balss (1957, p. 1607-1608) n'omet pas de signaler que l'orifice mâle est sternal chez les Leucosiidae : « Die Vasa deferentia durchbohren das Sternum neben der Coxa der P/5 » (*ibid.*, p. 1612). Mais il ne fait pas mention des différences importantes qui séparent les divers représentants de cette famille quant à la localisation de l'ouverture génitale mâle, qui est loin d'être uniforme.

Schématiquement, le système génital mâle comprend une paire de testicules ; de chaque testicule part un canal déférent qui s'étend dans la cavité thoracique et aboutit à la coxa du dernier péréiopode. La partie postérieure du canal déférent, ou canal éjaculateur, traverse la musculature du huitième somite thoracique et se termine dans une sorte de tube ou de papille, le *pénis*, qui émerge de l'orifice creusé sur la paroi coxale ou la paroi sternale.

Le pénis, appelé verge par d'anciens auteurs comme Duvernoy (1850 ; 1853) ou Brocchi (1875), a une longueur, une rigidité, une forme, extrêmement variables selon les groupes. Nous ne décrirons qu'accessoirement cette formation, notre étude étant consacrée à la position de l'orifice génital mâle, sur la coxa ou sur le sternum. Le pénis est parcouru par le canal éjaculateur (*cf.* notamment Ryan, 1967*a*).

Chez les Brachyoures adultes à orifices femelles sternaux (sternitrèmes), on trouve fréquemment le pénis inséré dans le pléopode 1 mâle, à l'intérieur duquel il pénètre par un orifice spécial. Une différence fondamentale sépare, on va le voir, les Brachyoures. Chez les *péditrèmes*, c'est-à-dire chez les Crabes à orifices femelles coxaux, l'orifice mâle est toujours coxal : ces formes sont donc des péditrèmes aussi bien en ce qui concerne l'orifice femelle qu'en ce qui concerne l'orifice mâle. Le pénis a une conformation spéciale et se place entre le premier pléopode sexuel, de forme plus ou moins tubu-

Source : MNHN, Paris

laire, et le deuxième pléopode, généralement assez long. La même ouverture sert à l'insertion du pénis et à celle du pl2.

Chez les *sternitrèmes*, l'orifice mâle est soit coxal, soit sternal. On peut donc dire que les sternitrèmes sont, pour une part d'entre eux, péditrèmes en ce qui concerne l'orifice génital mâle ; les autres sont sternitrèmes à la fois en ce qui concerne l'orifice femelle et en ce qui concerne l'orifice mâle. Deux ouvertures se situent à la base du premier pléopode mâle, l'une pour l'insertion du pénis, l'autre pour celle du deuxième pléopode sexuel (voir le chapitre VII sur les pléopodes sexuels).

I. BRACHYOURES *S.L.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Chez tous les péditrèmes, les orifices mâles sont coxaux : on peut dire que les Brachyoures en question sont péditrèmes aussi bien en ce qui concerne les orifices femelles qu'en ce qui concerne les orifices mâles. Le pénis est généralement très développé, soit qu'il forme un long tube émergeant de la coxa, soit que la coxa se modifie pour constituer une sorte de tube pénien. La position particulière des p5, ramenés sur le dos, et la morphologie des pléopodes sexuels, adaptés au dépôt du sperme dans des spermathèques, déterminent, au moins en partie, cette disposition. D'après Hartnoll (1975*a*, p. 675), les muscles peu développés du vas deferens et du canal éjaculateur sont peut-être à l'origine du fait que la copulation chez les Dromiacea et, sans doute aussi, chez les Homoloidea, constitue un processus d'une assez longue durée. En comparaison, chez les Astacoures, qui possèdent des conduits génitaux dotés d'une très forte musculature, facilitant l'expulsion du spermatophore, la copulation est de très courte durée (de quelques secondes à une minute).

Chez tous les péditrèmes, le pénis vient se placer à la base du premier pléopode sexuel mâle : ce dernier n'étant pas complètement tubulaire, il n'y a pas comme chez les Brachyoures sternitrèmes un orifice spécial à l'intérieur duquel il pénètre (voir le chapitre sur les pléopodes sexuels mâles).

Dromiacea

Dromiidae

L'orifice mâle est situé sur la coxa de la cinquième paire de péréiopodes, réduite et ramenée sur le dos. fl en sort un pénis long, épais, rigide ou semi-rigide, à extrémité transparente, parfois amincie.

La forme de la coxa et celle du pénis sont sensiblement les mêmes chez *Dromia personata* (Linné) (fig. 60A-D), *D. dehaani* Rahtbun (fig. 43A ; pl. 21, fig. 2), *Dromidia antillensis* Stimpson (fig. 43B), *Cryptodromia tumida* (Stimpson), etc.

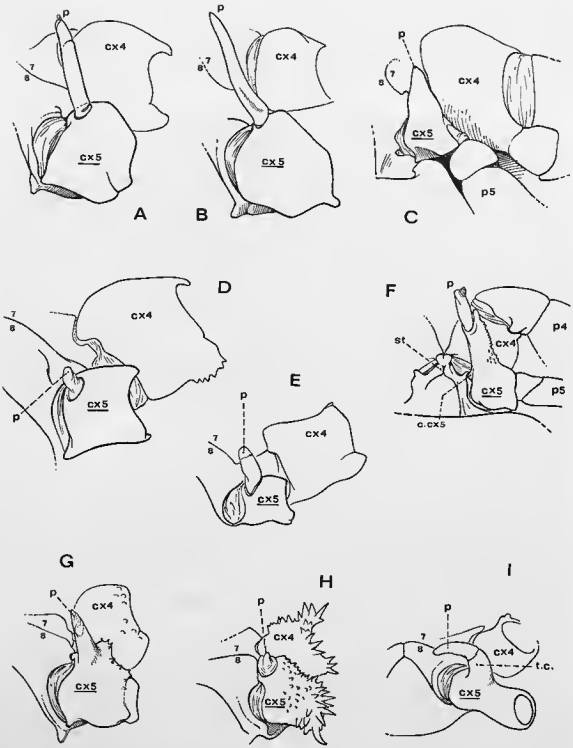
Hartnoll (1975*a*, p. 665, fig. 4), qui décrit l'appareil génital mâle de *Dromia personata*, indique que le pénis, « supported by a calcified tubular sclerite », est couvert d'une cuticule épaisse.

Dynomenidae

Chez *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) (fig. 43C ; 60E-F), la cinquième paire de péréiopodes thoraciques est atrophiée, relevée dorsalement et s'introduit entre le bord postéro-latéral de la carapace et les articles proximaux de p4. Toute la coxa de p5 est modifiée, de forme triangulaire, et devient tubulaire dans sa moitié distale dont, seule, l'extrémité est transparente. Elle s'applique dans un espace entre la paroi sternale et la coxa de p4, la pointe pénienne s'appuyant contre le condyle articulaire de la coxa de p4 sur le sternum.

Dans la famille des Dynomenidae, c'est toute la coxa de p5 qui est transformée ; le pénis se trouve presque complètement inclus dans une gaine coxale.

Source : MNHN, Paris



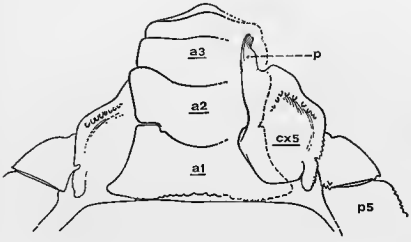
Source : MNHN, Paris

Homoloidea

Sur la coxa de p5, péréiopode long mais grêle et ramené dorsalement, s'ouvre un large orifice mâle. La coxa de p5 a sensiblement la même forme que la coxa des péréiopodes précédents ; il lui manque seulement la zone aplatie qui vient glisser sur le plastron sternal.

Chez *Homola vigil* A. Milne Edwards (fig. 43D), le pénis est plutôt court et trapu, à paroi molle. Chez *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. 61D-E ; pl. 22, fig. 2), dont nous n'avons examiné qu'un seul mâle (à l'état sec), le pénis semble également assez court et large. Chez *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) (fig. 43E), la coxa porte un gros orifice d'où sort un pénis un peu plus allongé, cylindrique, se rétrécissant progressivement jusqu'à son extrémité.

Chez *Latreillia valida* de Haan (pl. 22, fig. 5), sur la petite coxa de p5, longue mais très mince, débouche un pénis de forme épaisse, non tuhulaire.



a1, a2, a3, premier, deuxième, troisième segment abdominal ; cx5, coxa de p5 ; p, pénis ; p5, cinquième péréiopode.

Fig. 44. — *Ranina ranina* (Linné) ♂ : position de la coxa et du pénis par rapport aux premiers segments abdominaux (animal en vue dorsale). On remarque qu'une partie de la coxa et le pénis en entier sont recouverts par l'abdomen.

Raninoidea ou Gymnopleura

Chez les Raninoidea, les modifications adaptatives, liées principalement aux habitudes fouisseuses, touchent la morphologie des péréiopodes. La disposition des appendices thoraciques est spéciale ; l'insertion particulière des deux dernières paires de pattes sur un étroit sternum fait que, dans leur position naturelle, elles sont placées au-dessus des précédentes : elles apparaissent tout à fait dorsales, de part et d'autre des segments proximaux de l'étroit et court abdomen (fig. 44). La dernière paire est profondément transformée en pattes fouisseuses, parfois aussi nageuses.

Fig. 43 A-I. — La coxa de p5, le pénis et la position de ce dernier par rapport à la suture sternale 7/8 chez divers Brachyoures à orifices génitaux femelles coxaux (Brachyoures péditrèmes).

A, *Dromia dehaani* Rathbun: Dromiacea Dromiidae ; B, *Dromidia antillensis* Stimpson : Dromiacea Dromiidae ; C, *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) : Dromiacea Dynomenidae ; D, *Homola vigil* A. Milne Edwards : Homoloidea ; E, *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) : Homoloidea ; F, *Raninoides laevis* (Latreille) : Raninoidea ou Gymnopleura ; G, *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards : pédítrème Homolodromiidae ; H, *Cymopolus asper* A. Milne Edwards : pédítrème Tymolidae ; I, *Cymonomus quadratus* A. Milne Edwards : pédítrème Tymolidae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

La coxa de p5, généralement aplatie dorso-ventralement, se métamorphose en un article pénien : elle porte une expansion allongée, sclérifiée, à laquelle fait suite la portion strictement pénienne, à paroi semi-rigide. Le passage entre le tube coxal, dur, et le pénis, flexible, est plus ou moins tranché, parfois très progressif.

Cette conformation de la coxa de p5 est manifestement liée à celle de l'appendice copulateur 1, puisque l'extrémité du pénis doit se placer à la base de ce dernier. L'abdomen et, par conséquent, les pléopodes sexuels étant disposés de façon particulière chez les Raninoidea, il n'est pas étonnant que la coxa qui porte le pénis soit modifiée. Dans la position naturelle, le processus coxal est en partie recouvert par le premier segment abdominal, et le pénis se trouve caché par le deuxième segment abdominal. La portion plus ou moins visible du processus coxal est en rapport avec la largeur de l'abdomen, elle-même liée à la largeur de la partie postérieure de la carapace. Serène et Umali (1972, p. 24-51, fig. 1-4) ont récemment donné des indications sur la « coxal plate » des Raninoidea et, notamment, précisé que celle-ci était comparativement plus développée chez les mâles que chez les femelles.

Chez *Ranina ranina* (Linné) (fig. 44, f2A-D), la coxa de p5 consiste en une partie exposée, de part et d'autre des segments antérieurs de l'abdomen, et en une partie recouverte par ces derniers. C'est cette deuxième partie qui porte une expansion se prolongeant par le pénis proprement dit.

Chez *Cyrtorhina granulosa* Monod, la disposition est sensiblement la même : la partie exposée de la coxa est ornementée ; le tube coxal, sclérifié à la base, se transforme progressivement en pénis.

Chez *Notosceles viaderi* Ward, la coxa de p5, élargie et très aplatie dorso-ventralement, se termine par une expansion assez large, d'où sort un épais pénis.

Chez *Raninoides laevis* (Latreille) (fig. 43F) et chez *R. bouvieri* Capart, la p5 est grêle et courte. La coxa est peu étalée mais se prolonge par une expansion large, très longue, denticulée, sétifère du côté externe. Il en émerge un pénis également allongé.

Chez *Ranilia atlantica* (Studer) (fig. f12E-G), la coxa de p5 offre à peu près la même forme que dans les genres *Ranina* et *Cyrtorhina*, à la différence qu'elle n'est pas du tout recouverte par l'abdomen ; en effet, ce dernier est si étroit que la coxa, son expansion tubulaire sclérifiée et le pénis sont visibles latéralement, le long des segments abdominaux proximaux, et ne se trouvent pas protégés. Seule, la partie apicale du pénis est abritée, car elle s'incurve vers l'intérieur et s'engage sous l'abdomen.

Dans le genre *Lyreidus* de Haan, au dernier péréiopode thoracique extrêmement grêle, court et en position dorsale, la coxa de p5 est relativement étendue : exposée dans sa fraction distale, recouverte par l'abdomen dans sa fraction proximale, elle porte un processus étroit, auquel fait suite un pénis flexible, assez large à la base, plus mince vers l'extrémité et complètement recouvert par l'abdomen.

Autres Brachyoures péditrèmes

Homolodromiidae

Chez le seul mâle que nous avons pu examiner, de l'espèce *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards (fig. 43G, 63A-C), la coxa de p5 se modifie en un tube calcifié qui se termine par un pénis de même forme et renflé, mais à paroi molle.

Tymolidae

Les deux dernières paires de péréiopodes sont en position tout à fait dorsale. L'orifice mâle est situé sur la coxa de p5, près du bord touchant le sternum. C'est un pénis extrêmement court, dépassant à peine de l'orifice, que nous avons observé chez *Cymopolus asper* A. Milne Edwards (fig. 43H ; 61A-C). Chez *Cymonomus granulatus* Norman et chez *C. quadratus* A. Milne Edwards (fig. 43I), un pénis allongé sort d'un tubercule placé dans le prolongement de p5.

Gordon (1963, p. 52-53, fig. 11A, B) mentionne et figure la « large penial projection on the coxa of pereiopod 5 » chez *Tymolus japonicus* Stimpson et chez *Cymonomus granulatus* Norman.

Source : MNHN, Paris

II. BRACHYOURES *à* ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez les Brachyoures sternitrèmes, les orifices mâles sont soit coxaux, soit sternaux, avec diverses phases de transition entre ces deux dispositions. On peut considérer comme plésiomorphe la position coxale de l'orifice mâle. La migration latérale de celui-ci, conséquence de l'élargissement du plastron sternal, est un processus anagénétique : on peut constituer des morphoclines qui montrent, dans différentes familles, l'évolution vers une position où la distance entre la coxa et la sortie effective du pénis est de plus en plus grande.

Oxystomata *sensu* Balss, 1957 (sauf Tymolinae et Raninidae)

Chez les Oxystomata, Balss (1957, p. 1608) indique : « Beim ♂ gehen die Gonoducte entweder durch die coxa oder daneben durch das letzte Thorakalsternit ».

Chez les Dorippidae (dont nous avons exclu les Tymolinae, *cf. supra*), et plus précisément dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 46F), le pénis sort d'un gros tubercule mobile inséré sur la coxa de p5 au-dessus du condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; ce tubercule se prolonge par un long tube transparent, à parois rigides, d'où émerge la portion tout à fait distale et molle du canal éjaculateur. Chez *Dorippe*, dont le plastron est très large (fig. 28A, B), on observe un rapprochement du sternite 7 (c'est-à-dire de l'épisternite 7) et du sternite 8 : le tube pénien se trouve comme enchâssé dans une sorte de courte rainure, ménagée entre les bords non jointifs mais peu éloignés des parties externes des sternites 7 et 8. Peut-être est-ce là une tendance particulière de l'orifice mâle à devenir sternal.

Chez les Calappinae, la disposition est tout autre. Dans le genre *Calappa* Weber (fig. 46D ; pl. 14, fig. 2), l'ouverture mâle, qui est vaste, se trouve juste à la lisière interne de la coxa, au-dessus du condyle articulaire de p5 sur le sternum. Le pénis, membraneux, est large, foliacé et contourné ; une bonne partie du pénis pénètre dans l'orifice basal du pléopode 1, tandis que, semble-t-il, un diverticule latéral reste en dehors de l'appendice copulateur et se place entre ce dernier et le pléopode 2.

Chez les Matutinae, à savoir dans le genre *Matuta* Weber (fig. 46E ; pl. 14, fig. 5), l'orifice mâle, plus réduit, se situe juste en arrière de l'étroit condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum.

Dans le genre *Orithyia* Fabricius, seul représentant de la sous-famille des Orithyinae, l'orifice mâle s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 ; le pénis sort donc tout près de la paroi sternale.

En revanche, chez les Leucosiidae se manifeste la tendance de l'orifice mâle à quitter sa position coxale pour devenir sternal. Sans entrer ici dans les détails, nous montrerons (*cf.* fig. 45) trois phases de ce processus, d'abord chez un Philyrinae du genre *Ilia* Leach, puis chez un Ebaliinae du genre *Lithadia* Bell et, enfin, chez un Leucosiinae du genre *Leucosia* Weber.

Chez *Ilia nucleus* (Linné) (fig. 45A ; pl. 15, fig. 7), le gros condyle articulaire de la coxa de p5 s'intercale entre une avancée antéro-externe du sternite 8 (accolée à l'épisternite 7 qui s'appuie largement sur la coxa de p5) et une avancée postéro-externe du sternite 8, encore plus proéminente que la précédente. Le pénis est trapu, en forme de massue.

Chez *Lithadia cariosa* Stimpson (fig. 45B ; pl. 15, fig. 6), l'orifice mâle paraît également déporté dans la zone sternale, mais la disposition est un peu différente. Le conduit mâle débouche à l'extrémité arrondie du gros condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum, condyle encadré par deux avancées qui se rejoignent presque : une avancée antéro-externe formée par le *sternite* 7, extrêmement proéminente et appliquée sur la coxa ; une avancée postéro-externe constituée par le sternite 8. Le pénis est long et flexible.

Chez *Leucosia unidentata* de Haan (fig. 45C ; pl. 15, fig. 1, 2), *Leucosia longifrons* de Haan et, semble-t-il, dans tout le genre *Leucosia*, le processus engagé chez les genres précédemment nommés

Source : MNHN, Paris

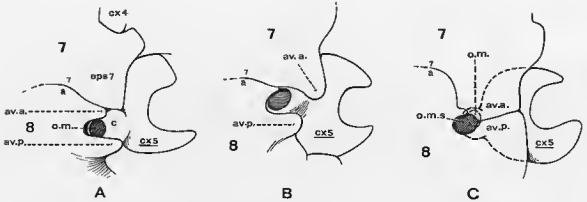


Fig. 45 A-C. — Chez trois genres d'Oxystomata Leucosiidae (*sensu* Balss, 1957), position de l'orifice génital mâle par rapport à la coxa de p5 et aux sternites thoraciques 7 et 8. Passage d'un orifice coxal à un orifice sternal.

A, *Hia nucleus* (Linné) (Philyrinae) : orifice mâle débouchant à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; le condyle est entouré par deux avancées du sternite 8 (*av. a.* et *av. p.*).

B, *Lithadia cariosa* Stimpson (Ebaliinae) : orifice mâle débouchant à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 ; rapprochement du sternite 7 (avancée antérieure) et du sternite 8 (avancée postérieure).

C, *Leucosia unidentata* de Haan (Leucosiinae) : orifice mâle déporté en position sternale par suite du rapprochement du sternite 7 (avancée antérieure, *av.a.*) et du sternite 8 (avancée postérieure, *av.p.*). Le pointillé indique la portion de coxa, avec son condyle, recouverte par les avancées sternales 7 et 8.

av.a., avancée antérieure ; av.p., avancée postérieure ; c, condyle articulaire ; cx5, coxa de p5 ; eps7, épisternite 7 ; o.m., orifice génital mâle à l'extrémité du condyle ; o.m.s., orifice génital mâle sternal ; 7, 8, sternites thoraciques 7 et 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.

aboutit à la localisation complètement sternale de l'orifice mâle. En effet, les deux avancées, antéro-externe du sternite 7 et postéro-externe du sternite 8, se sont rejointes et fusionnées en recouvrant une grande partie de la coxa de p5 ainsi que son condyle. L'orifice apparent se trouve isolé de la coxa et refoulé vers la zone médiane, donc devient sternal. En fait, le vas deferens aboutit toujours dans la coxa et le pénis sort encore à l'extrémité du condyle, qui porte un orifice (*o.m.*). C'est dans une gaine, fermée par suite de la réunion des avancées sternales mentionnées, c'est-à-dire sous une sorte de pont, que se place le condyle et que se termine le conduit génital mâle : un deuxième orifice, arrondi, est présent, vraiment sternal (*o.m.s.*). Le pénis, membraneux, est long et, en même temps, assez trapu.

On constate que la tendance de l'orifice génital mâle à migrer en position sternale se manifeste dans plusieurs sous-familles de Leucosiidae. Elle est liée à l'élargissement du plastron sternal, notamment de sa partie postérieure. On remarquera aussi que chez *Hia*, le processus se présente différemment : dans ce genre et, sans doute, chez d'autres Leucosiidae, la gaine pénienne est formée par la réunion d'avancées dépendant toutes deux du sternite 8 et non, comme chez *Lithadia* et *Leucosia*, d'une avancée dépendant du sternite 7 et d'une autre dépendant du sternite 8. Il faut noter qu'un véritable orifice perce la surface sternale. Il sera utile de réviser les divers genres leucosiens quant à ce caractère.

Oxyrhyncha *sensu* Balss, 1957 (sauf Hymenosomatidae)

Nous n'avons pas pu examiner tous les Oxyrhyncha mais il semble bien que, toujours, l'orifice mâle soit coxal, aussi bien chez les Majidae que chez les Parthenopidae. Il ne semble pas (mais c'est à contrôler) que, même chez les formes à plastron très élargi, il existe, comme chez les Oxystomata, une tendance à la migration de l'orifice mâle vers une position sternale.

Chez *Maja squinado* (Herbst) (fig. 46I ; pl. 16, fig. 2), l'ouverture mâle se trouve juste sur le bord interne de la coxa de p5 et au-dessus du condyle articulaire de cet article sur le sternum. La disposition est sensiblement la même chez *Pisa tetraodon* (Pennant) (pl. 16, fig. 4), où le pénis débouche d'un orifice vaste et arrondi,

Source : MNHN, Paris

tout près du bord sternal. Chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), l'orifice mâle est extrêmement latéral sur la coxa et, à son niveau, le bord coxal interne s'amincit nettement. La conformation est analogue chez *Eurynolambrus australis* H. Milne Edwards (pl. 16, fig. 8), Majidae à carapace et plastron extrêmement larges.

L'orifice mâle des Parthenopidae est également coxal : par exemple, chez *Lambrus longimanus* (Linné) (fig. 46H).

Dans le genre *Dairoides* Stebbing (fig. 27A), qui est un Parthenopidae assez particulier (*cf.* pl. 3, fig. 2, pl. 17, fig. 9-11), l'orifice mâle s'ouvre sur la coxa de p5, au-dessus du condyle articulaire et tout contre la paroi sternale. Le pénis est large à la base et épais.

Le genre *Daira* de Haan, que nous plaçons, avec une certaine réserve, à proximité du genre *Dairoides*, possède un orifice mâle placé au-dessus du condyle articulaire de la coxa de p5 et très près du bord interne (fig. 21C). En avant de l'ouverture, le sternite 7 se prolonge par une étroite avancée qui vient s'appliquer sur la coxa de p4.

Parthenoxystomata (*sensu* Guinot, 1966-1967 ; 1978*b*)

Chez tous les Parthenoxystomata, aussi bien dans le genre *Aethra* Leach que dans les genres *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et *Actaeomorpha* Miers, l'orifice mâle est coxal.

Bellioidea (*sensu* Guinot, 1976)

L'orifice mâle est coxal chez les quatre genres de Bellioidea : *Bellia* H. Milne Edwards, *Corystoides* Lucas, *Acanthocyclus* Lucas et *Heterozius* A. Milne Edwards. En fait, il débouche entre la coxa et la paroi sternale, à l'extrémité du condyle articulaire. Chez ces genres, une portion du sternite 8 apparaît à découvert en un ou deux endroits ; l'épisternite 7 se développe et s'avance postérieurement de façon à recouvrir le condyle de la coxa de p5 et à se rapprocher du sternite 8 (surtout chez *Bellia*). Le pénis, élargi et foliacé, est couché dans une concavité du sternite 8. On peut considérer que se manifeste — légèrement, certes — la tendance de l'orifice à migrer en position sternale.

Brachyrhyncha (*sensu* Balss, 1957, p. 1632)

C'est à l'intérieur de cette catégorie taxonomique, reconnue généralement comme une superfamille, que certains carcinologistes distinguent deux groupes, les Cyclométopes et les Catométopes.

H. Milne Edwards (1834, p. 264-265, 363-367 ; 1837, p. 1-7), qui a été le premier à reconnaître cette division, a exposé les différences séparant ce qu'il considérait comme deux familles : chez les Cyclométopes, « l'article basilaire des [pattes] postérieures est toujours percé chez le mâle pour livrer passage aux verges » (1834, p. 367) ; chez les Catométopes (à l'exception des Thelphusiens), on observe des « verges naissant directement du plastron sternal, ou bien traversant l'article des pattes postérieures, et se cachant de suite dans un canal transversal du sternum pour gagner le dessous de l'abdomen » (1837, tableau synoptique, p. 7).

Alcock, qui reprend la bipartition de H. Milne Edwards, indique pour la « tribu » des Cyclometopa : « The genital ducts of the male open at the bases of the last pairs of legs » (1898, p. 68) ; pour la « tribu » des Catometopa (ou Grapsoidea) : « *The genital ducts of the male* usually perforate the sternum opposite the last pair of legs ; if as happens in the family *Gonoplacidae*, they perforate the bases of the last pair of legs, *they pass forwards to their destination in a groove in the sternum* ».

Dans sa faune des Brachyoures ouest-africains, Th. Monod (1956, p. 36, clef) reconnaît deux « séries » à l'intérieur des Brachyrhyncha : celle des Cyclometopa, avec l'orifice mâle « presque toujours coxal » ; celle des Catometopa, avec l'orifice mâle « presque toujours sternal ».

A l'orifice mâle coxal est associée une carapace « d'ordinaire hexagonale ou transversalement ovalaire » ; à l'orifice mâle sternal, une carapace « plus ou moins quadratique ou arrondie » (Monod, 1956, p. 36).

Pour clarifier l'exposé, nous étudierons les Brachyrhyncha, famille par famille.

Source : MNHN, Paris

Corystidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1634)

L'orifice mâle est coxal dans les genres *Corystes* Latreille (fig. 46A, *cf.* pl. 9, fig. 1), *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C) et *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B).

Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1634)

L'orifice mâle est coxal chez tous les genres attribués à cette famille : *Atelecyclus* Leach (fig. 46B ; pl. 9, fig. 5), *Thia* Leach (fig. 20A, 46C), *Peltarion* Jacquinot (fig. 20D), *Telmessus* White, *Trachycarcinus* Faxon, etc.

Cancridae et Perimelidae

L'orifice mâle est coxal dans les genres *Cancer* Linné et *Perimela* Leach. L'ouverture se trouve tout près du bord interne de la coxa de p5 et juste au-dessus du condyle articulaire de cette dernière sur le sternum chez les espèces de *Cancer* que nous avons examinées. Chez *Perimela denticulata* (Montagu), l'orifice génital mâle est moins marginal et s'ouvre un peu plus bas sur la coxa.

Portunidae

L'orifice mâle débouche toujours sur la coxa de p5. On constate, chez certains genres à plastron élargi, une ébauche de rapprochement des sternites 7 et 8.

Dans le genre *Carcinus* Leach (fig. 47F ; pl. 13, fig. 1), la disposition est simple : le sternum n'est pas élargi vers l'arrière et aucune portion du sternite 8 n'est découverte quand l'abdomen est rabattu. De l'orifice coxal sort un pénis assez long, qui se couche dans une concavité du sternite 8.

En revanche, dans d'autres genres tels que *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), *Callinectes* Stimpson (fig. 47G ; pl. 13, fig. 8) ou *Podophthalmus* Lamarck (fig. 47H ; pl. 13, fig. 7), un large plastron s'intercale entre les p5 nageuses et une portion du sternite 8 est laissée à découvert. Cette portion visible du sternite 8 forme une avancée qui fait saillie au-dessus de la coxa de p5. Presque symétriquement, postérieurement au condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum, pointe une autre avancée, dépendant également du sternite 8. Le condyle de la coxa se trouve donc encadré par ces deux avancées (avancée antérieure du sternite 8 et avancée postérieure du sternite 8), entre lesquelles se situe une concavité. C'est dans cette zone déprimée que se loge le long pénis issu de la coxa. A la surface du sternite 8, là où s'appuie le pénis, on observe un léger sillon, qui prend l'aspect d'une rainure chez *Podophthalmus*.

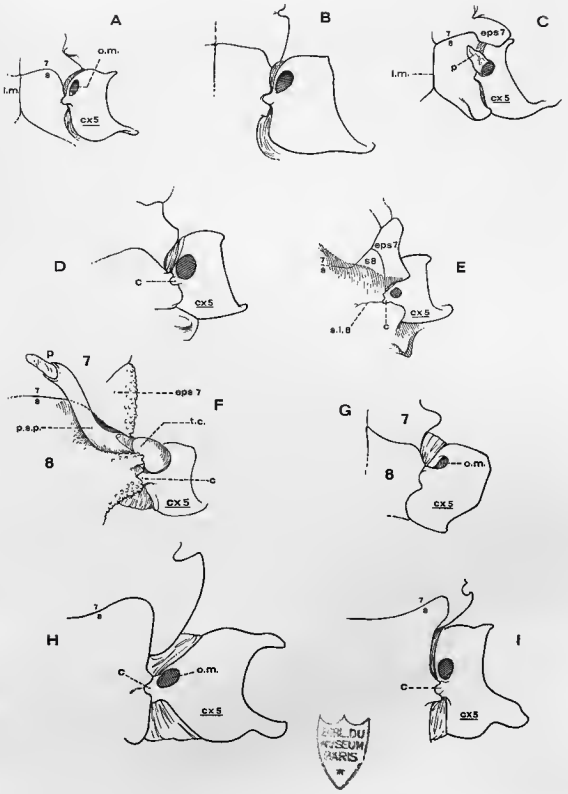
Chez ces Crabes nageurs, l'orifice est toujours coxal mais le pénis est couché dans une dépression sternale, avec seulement une ébauche de recouvrement de part et d'autre par les parties latéro-dorsales du sternite 8. C'est la manifestation de la tendance catométope, qui se montre avec le plus d'accentuation dans le genre *Podophthalmus*, Portunidae en effet le plus « carcinisé ».

Fig. 46 A-I. — Localisation de l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 et sa position par rapport à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Brachyoures. L'orifice mâle est toujours coxal.

A, *Corystes cassivelaunus* (Pennant) : Corystidae ; B, *Atelecyclus rotundatus* (Olivi) : Atelecyclidae Atelecyclinae ; C, *Thia* sp. : Atelecyclidae Thiinae ; D, *Calappa granulata* (Linné) : Calappidae Calappinae ; E, *Matuta planipes* (Fabricius) : Calappidae Matutinae ; F, *Dorippe lanata* (Linné) : Dorippidae ; G, *Kraussia rugulosa* (Krauss) : Xanthidae ; H, *Lambrus longimanus* (Linné) : Parthenopidae ; I, *Maja squinado* (Herbst) : Majidae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Retroplumidae

Chez les Retroplumidae, la localisation de l'orifice mâle est subordonnée à la conformation particulière de la dernière paire de péréiopodes. En effet, cette dernière est rudimentaire, en forme de plume (*cf.* fig. 30F) et ramenée sur le dos. Les coxae, c'est-à-dire la coxa de chacune des deux p5, sont fortement rapprochées l'une de l'autre ; le sternite correspondant, à savoir le sternite 8, est réduit (bien qu'entourant postérieurement la coxa par une expansion postérieure, recouverte par le bord postérieur de la carapace). Les coxae de la dernière paire étant proches du plan sagittal médian, et donc des premiers pléopodes sexuels mâles, il n'est pas étonnant de trouver ici un orifice mâle coxal.

Dans le genre *Retropluma* Gill, dont nous avons figuré le sternum thoracique, notamment le recouvrement partiel du sternite 8 par la carapace, chez une femelle (fig. 30C, D), l'orifice mâle s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Ce condyle s'appuie d'une part sur le sternite 7, extrêmement développé en longueur, et d'autre part sur une avancée saillante du sternite 8 (fig. 54F, G). Le pénis, assez fort et à paroi molle, est logé dans une rainure ; l'ensemble : coxa avec son condyle plus pénis est très mobile.

Cette disposition rappelle celle du genre *Dorippe* Weber (fig. 28), où la coxa d'une p5 atrophiée et dorsale se prolonge par un tubercule qui laisse émerger un pénis calcifié. Mais ce tubercule coxal de *Dorippe* se situe en avant du condyle articulaire, tandis que chez *Retropluma* c'est le condyle lui-même qui s'intercale entre le sternite 7 et le sternite 8.

Xanthidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1645)

Chez les Xanthidae, l'orifice génital mâle est généralement coxal.

Quant à la localisation de l'ouverture sur la coxa, il y a lieu de considérer deux principaux types de disposition. Dans le *premier type* de disposition, l'ouverture est complètement coxale, c'est-à-dire se trouve bordée sur tout son pourtour par du tégument coxal et apparaît bien circonscrite. Nous avons rencontré une telle disposition, avec l'ouverture placée juste au-dessus du condyle articulaire de la coxa sur le sternum, chez de nombreux Xantbidae que nous avons examinés, à savoir : 1) chez des Xanthinae : genres *Xantho* Leach (fig. 22D, 47A), *Cycloxanthops* Rathbun (fig. 22C), *Kraussia* Dana (fig. 46G) ; 2) chez des Menippinae : genre *Menippe* de Haan (fig. 47B ; pl. 12, fig. 4, 2).

Quelquefois, l'orifice se trouve placé tout près du bord coxal et, seule, une mince paroi (de nature coxale) le délimite du côté interne. Ce rapprochement de l'orifice en direction du bord coxal se trouve aussi bien chez des Actaeinae : *Actaea* de Haan, *Actaeodes* Dana, *Paractaea* Guinot, etc., que chez des Menippinae : *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4), *Ozius* Desmarest, etc. C'est aussi le cas du genre *Pilumnus* Leach (fig. 24A, 47E) mais il semble que, dans ce genre, l'orifice ne soit pas toujours complètement circonscrit du côté interne, la paroi s'amincissant parfois beaucoup ou, même, faisant place à une zone membraneuse chez certaines espèces.

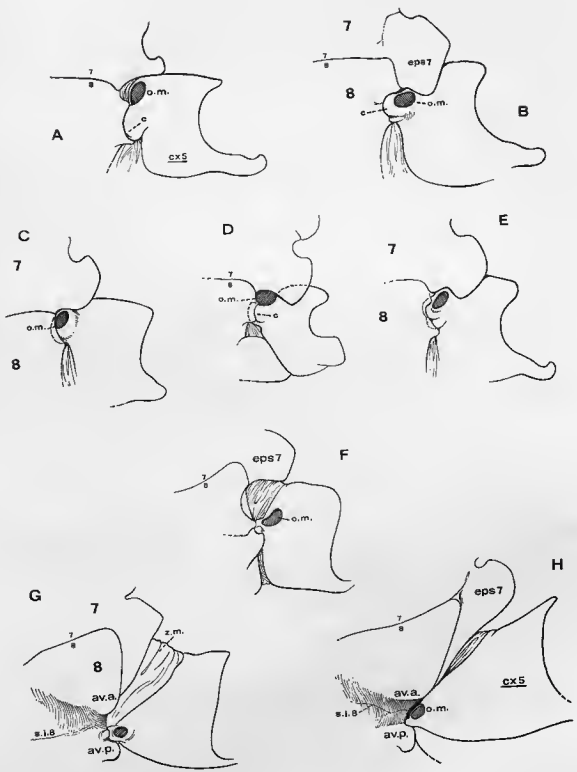
Une variante de cette première disposition se rencontre chez certaines formes où l'orifice débouche pratiquement au sommet du condyle articulaire de la coxa sur le sternum. L'orifice est alors complètement circonscrit. C'est le cas des genres *Globopilumnus* Balss (fig. 47C), *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), *Halimede*

Fig. 47 A-H. — Localisation de l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 et sa position par rapport à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Brachyoures. L'orifice mâle est toujours coxal mais en G (*Callinectes*) et H (*Podophthalmus*), formation d'une rainure pour le pénis et rapprochement des deux portions latéro-externes du sternite 8 (avancée antérieure et avancée postérieure) de part et d'autre du condyle articulaire de la coxa.

A, *Xantho incisus incisus* (Leach) : Xanthidae Xanthinae (*sensu* Balss, 1957) ; B, *Menippe mercenaria* (Say) : Xanthidae Menippinae ; C, *Globopilumnus africanus* (A. Milne Edwards) : Xanthidae Menippinae ; D, *Carpilius convexus* (Forskål) : Xanthidae Carpilinae ; E, *Pilumnus hirtellus* (Linné) : Xanthidae Pilumninae ; F, *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky : Portunidae Carcininae ; G, *Callinectes sapidus* Rathbun : Portunidae Portuninae ; H, *Podophthalmus vigil* (Fabricius) : Portunidae Podophthalmidae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

de Haan (fig. 24C). Dans le genre *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), l'orifice débouche sur le condyle mais un peu en retrait de son articulation sur le sternum.

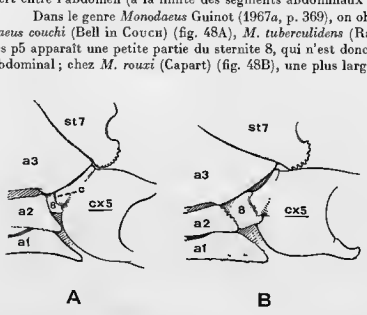
Dans le *deuxième type* de localisation de l'orifice mâle, ce dernier n'est pas complètement circonscrit par du tégument coxal et s'ouvre à la limite de la coxa et du sternum : se rapprochant du bord interne, il n'est délimité que du côté externe tandis que, du côté interne, la paroi coxale rigide est interrompue. Ce type de disposition se rencontre dans le genre *Carpilius* Leach (fig. 47D) : l'orifice se trouve à la fois le long du rebord coxal et de la paroi sternale, juste au-dessus du condyle articulaire. Cette conformation fait qu'une encoche marque le bord de la coxa au niveau de l'orifice mâle.

Chez la plupart des Xanthidae (*sensu* Balss, 1957), la partie basilaire de l'abdomen occupe tout l'espace compris entre les coxae des p5 de sorte que, à ce niveau, tout le sternum est recouvert par le pléon. C'est le cas, généralement, des Xanthinae, des Menippinae et des Trapeziinae, au sens de Balss. Il y a toutefois, déjà parmi ces Crabes, des exemples où une portion du sternite 8 est laissée à découvert. Nous citerons parmi les Xanthinae l'exemple d'espèces des genres *Medaeus* Dana et *Monodaeus* Guinot. Parmi les Xanthidae de la conception classique, les Pilumninae offrent une disposition particulière que nous évoquerons brièvement. Enfin, les Panopeinae ou, plus largement, les Crabes de la lignée panopéenne illustrent le passage d'un type d'organisation à un autre, tout à fait catométope.

Xanthinae des genres Medaeus *Dana et* Monodaeus *Guinot*

Dans le genre *Medaeus* Dana, *char. emend.* (*cf.* Guinot, 1967*a*, p. 363), aussi bien chez *M. ornatus* Dana que chez *M. elegans* A. Milne Edwards, une petite portion du sternite 8 apparaît à découvert entre l'abdomen (à la limite des segments abdominaux 2 et 3) et le condyle de la coxa de p5.

Dans le genre *Monodaeus* Guinot (1967*a*, p. 369), on observe la même particularité : chez *Monodaeus couchi* (Bell in Couch) (fig. 48A), *M. tuberculidens* (Rathbun) et *M. rectifrons* (Crosnier), entre les p5 apparaît une petite partie du sternite 8, qui n'est donc pas recouverte par le deuxième segment abdominal ; chez *M. rouxi* (Capart) (fig. 48B), une plus large portion du sternite 8 est visible.



a1, a2, a3, premier, deuxième et troisième segment abdominal ; cx5, coxa de p5 ; st 7, sternite 7 ; 8, portion du sternite 8 à découvert.

Fig. 48 A-B. — Rapports de l'abdomen et du sternum au niveau de la coxa de p5 chez deux Xanthinae du genre *Monodaeus* Guinot : une portion du sternite 8 est visible, plus largement chez *Monodaeus rouxi* (Capart) (B) que chez *M. couchi* (Bell *in* Couch) (A).

On peut voir là une tendance vers la disposition catométope, une ébauche de celle-ci évidemment, puisque l'orifice sexuel mâle, d'où naît un fort pénis, débouche sur la coxa de p5, selon l'organisation cyclométope courante des autres Xanthidae. A cet égard, les *Medaeus* et les *Monodaeus*, surtout *Monodaeus rouxi*, constitueraient des exemples du mode de passage des Cyclométopes aux Catométopes

Source : MNHN, Paris

(selon l'ancienne terminologie). On notera, par ailleurs, que ces genres ont une carapace large, un plastron sternal élargi et un cadre buccal transverse, avec mxp3 écartés et angle externe du mérus saillant, autant de caractères rencontrés chez les Catométopes.

Dans les genres *Medaeops* Guinot (1967*a*, p. 366) et *Edwardsium* Guinot (*ibid.*, p. 365), la disposition est « normale », sans portion de sternite 8 visible.

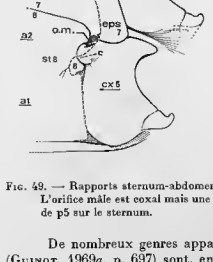
Pilumninae (sensu *BALSS, 1957*)

Ainsi que nous l'avons déjà souligné (Guinot, 1969*a*, p. 697-702), chez des Crabes xanthoïdes rattachés aux Pilumninae, tels que *Pilumnus* Leach ou *Actumnus* Dana, le deuxième segment abdominal ne s'étend pas sur toute la largeur du sternum, lequel est extrêmement étroit vers l'arrière : une partie, assez faible mais nette, du sternite 8 demeure toujours visible vers le condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Par exemple, chez *Actumnus setifer* de Haan (fig. 49), le sternite 8 apparaît à découvert au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5.

Les Pilumninae sont facilement reconnaissables à leur premier pléopode sexuel effilé, souvent reployé à son extrémité apicale (fig. 66C, C1) ainsi qu'à leur deuxième pléopode sexuel très court, de forme sigmoïde (fig. 66D).

Chez *Halimede* de Haan et *Parapanope* de Man (*cf.* Guinot, 1969*a*, p. 700 ; 1969*b*, p. 226), genres attribués aux Xanthinae par Balss (1957, p. 1648, 1649) et qui, à notre avis, doivent être réunis dans une catégorie taxonomique spéciale, une partie du sternite 8 est également visible entre le deuxième segment abdominal et la coxa de p5 (fig. 50A : *Halimede ochtodes*). Une disposition telle que celle rencontrée dans le genre *Galene* de Haan (fig. 50B) peut en découler, avec, comme conséquence du processus anagénétique, le sternite 8 visible en deux endroits, *au-dessous* et, en outre, *au-dessus* du condyle articulaire de la coxa de p5. Le sternum s'est élargi et l'épisternite 7 tend à se rapprocher du sternite 8 : cependant, l'orifice mâle demeure coxal ; le pénis est couché dans une rainure.

Les Pilumninae à sternite 8 partiellement découvert ne seraient donc pas de stricts Cyclométopes. Un genre comme *Heteropilumnus* de Man, placé par Balss (1957, p. 1652) parmi les Xanthidae Pilumninae, doit dans les Cyclométopes, offre des traits catométopes, et ce niveau évolutif devrait apparaître dans le système de classification adopté.



a1, a2, premier et deuxième segment abdominal ; c, condyle d'articulation de p5 sur le sternum ; cx4, cx5, coxa de p4 et de p5 ; eps 7, épisternite 7 ; o.m., orifice génital mâle ; st7, st8, sternites 7 et 8 ; 8, portion découverte du sternite 8 ; 6/7, 7/8, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8.

Fig. 49. — Rapports sternum-abdomen chez *Actumnus setifer* (de Haan) (♂ 10,5 × 14 mm, Madagascar, Balss det.). L'orifice mâle est coxal mais une portion du sternite 8 est visible juste au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum.

De nombreux genres appartenant à ce que nous avons désigné comme la *lignée pilumnienne* (Guinot, 1969*a*, p. 697) sont, en revanche, de francs Catométopes. Dans la classification de Balss (1957) ils sont rangés parmi les Goneplacidae, principalement dans les Rhizopinae (Balss, 1957, p. 1657).

Source : MNHN, Paris

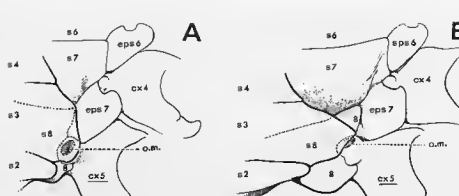


FIG. 50 A-B. — Rapports abdomen-sternum au niveau de la coxa de p5 : A, *Halimede ochtodes* (Herbst) : une portion du sternite 8 est visible au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; B, *Galene bispinosa* (Herbst) : le sternite 8 n'est pas recouvert par l'abdomen en deux endroits, *au-dessus* et *au-dessous* du condyle de la coxa de p5.
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Les Pilumninae parvenus au stade catométope sont notamment les genres : *Rhizopa* Stimpson, au large sternite 8 séparant l'abdomen de la coxa et au pl2 à lobe apical terminé en massue ; *Mertonia* Laurie ; *Ceratoplax* Stimpson, au moins *pro parte* ; *Typhlocarcinus* Stimpson, au moins *pro parte*. Le genre *Lophoplax* Tesch, rangé à tort par BALSS (1957, p. 1656-1657) dans les Prionoplacinae, a atteint le stade catométope et doit être attribué, dans la lignée pilumnienne, au groupe de formes catométopes.

En conclusion, la lignée pilumnienne comprend des Crabes dont l'orifice génital mâle, coxal, constitue un caractère plésiomorphe (Pilumninae xanthoïdes) et des Crabes dont la disposition mâle avec ouverture sternale dénote l'avance anagénétique, avec tous les stades de transition (Pilumninae gonéplaciens).

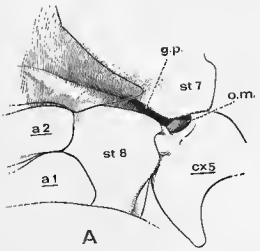
Panopeinae Ortmann

Sous le nom de Panopeinae nous désignons le groupe de genres réunissant *Panopeus* H. Milne Edwards, *Lophopanopeus* Rathbun, *Neopanope* A. Milne Edwards, ainsi que leurs nombreux alliés. Nous amendons donc la sous-famille établie par ORTMANN (1893, p. 473) qui, outre *Panopeus*, comprenait à l'origine les genres *Daira*, *Actumnus* et *Lybia* (= *Melia*), lesquels doivent être exclus de ce groupement.

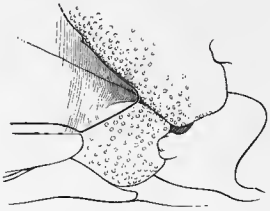
Les Panopeinae sont, pour la plupart, américains ; appelés communément « mud crabs », ils vivent surtout dans les zones vaseuses. Leur caractéristique la plus frappante est la forme singulière du premier pléopode sexuel mâle (*cf.* fig. 66A, A1).

FIG. 51 A-F. — Divers stades de l'organisation catométope dans la lignée panopéenne : rapports sternum-abdomen au niveau de la coxa de p5, formation d'une gaine pénienne et déplacement de l'orifice génital mâle en une position sternale, de plus en plus proche du plan sagittal médian.
A, *Cyrtoplax schmitti* (Rathbun), paratype, ♂ 13 × 18 mm, Ecuador, W. L. SCHMITT coll. (MP, ex USNM 70829) (× 8,5). B, *Tetraplax quadridentata* (Rathbun), ♂ 8,3 × 10,2 mm, Trinidad, CROSBY coll., RATHBUN det. (MP, ex USNM 71010) (× 10). C, *Cyrtoplax spinidentata* (Benedict), ♂ 15,8 × 22 mm, Puerto Rico, W. J. HEWATT coll. et leg., st. 346, CHACE det. (MP) (× 9,5). D, *Eucratopsis crassimanus* (Dana), cotype d'*Eucratoplax guttata* A. Milne Edwards, ♂ 8 × 10 mm, Sombrero, coll. STIMPSON (MP) (× 17). E, *Matacoplax californiensis* (Lockington), ♂ 10 × 14 mm, Mexico, Gulf of California, Angeles Bay, GARTH det. *Speocarcinus californiensis* et leg. (MP) (× 7,5). F, *Prionoplax spinicarpus* H. Milne Edwards, holotype, ♂ 14,8 × 22,2 mm, Chine ? (localité très douteuse) (MP) (× 7,5).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

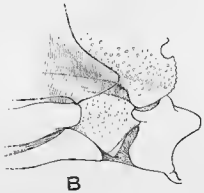
Source : MNHN, Paris



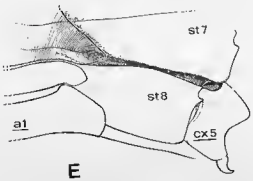
A



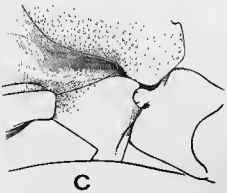
D



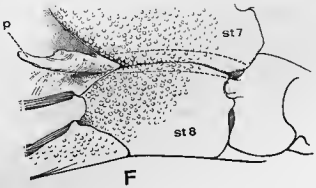
B



E



C



F

Source : MNHN, Paris

Chez la plupart des Xanthidae Panopeinae, le deuxième segment abdominal est séparé de la coxa de p5 par la partie latéro-externe du sternite thoracique 8, laissée à découvert ; parfois s'ébauche un rapprochement des parties latérales des sternites 8 et 7. Ainsi, le pénis se trouve logé dans une rainure, voire dans une véritable échancrure ménagée entre les pièces sternales, incomplètement fusionnées. Chez l'espèce type du genre *Panopeus* H. Milne Edwards, *P. herbsti* H. Milne Edwards, ne se manifeste qu'une légère tendance à la disposition catométope : seulement une petite portion du sternite 8 est visible de part et d'autre de l'abdomen ; le pénis est couché dans une simple rainure. Mais, chez les Panopeinae, tous les passages existent entre cette conformation et celle où la portion découverte du sternite 8 s'est agrandie et où se sont réunies dorsalement les parties latéro-externes des sternites 8 et 7. L'orifice mâle se trouve alors déporté dans une position de plus en plus sternale.

Dans la lignée que nous avons dénommée *lignée panopéenne* (*cf.* Guinot, 1969*b*, p. 249), on assiste aux différentes étapes de la progression anagénétique, depuis la forme cyclométope (en fait un peu dépassée) (*Panopeus*) jusqu'aux formes franchement catométopes, avec, pour extrême, le genre *Prionoplax* H. Milne Edwards (*cf.* fig. 51A-F). Chez *Prionoplax spinicarpus* H. Milne Edwards (fig. 51F), les parties latéro-externes des sternites 7 et 8 sont complètement réunies dorsalement, et cela sur une grande étendue ; une gouttière se forme, dans laquelle est abrité le canal éjaculateur ; de l'orifice mâle, déporté près de l'axe sagittal médian, sort un pénis encore long. Les genres, tous panopéens, représentés sur la figure 51 ne sont plus des Xanthidae (*sensu* Balss, 1957) mais des Goneplacidae (*sensu* Balss, 1957).

L'appellation d'Eucratopsinae Stimpson, 1871 = Prionoplacinae Alcock, 1900, pourrait s'appliquer à ces Crabes de la lignée panopéenne passés au stade catométope, si le rang de sous-famille est conservé : elle concerne les genres *Prionoplax* H. Milne Edwards, *Cyrtoplax* Rathbun, *Tetraplax* Rathbun, *Eucratopsis* Smith, *Glyptoplax* Smith, *Malacoplax* Guinot, *Cycloplax* Guinot et, peut-être aussi, *Panoplax* Stimpson.

Goneplacidae (*sensu* Balss, 1957)

Nous n'étudierons pas les divers représentants de ce groupement, hormis ceux mentionnés plus haut. Une étude particulière, qui est en cours, leur est consacrée. Pour l'instant, nous renvoyons à nos notes préliminaires (Guinot, 1969*a*). Nous n'avions pas figuré la disposition du genre *Ommatocarcinus* White (Guinot, *ibid.*, p. 523). Nous en donnons ici un dessin (fig. 54H) car on voit bien le processus de recouvrement du pénis par les parties latérales du sternite 7 (épisternite 7) et du sternite 8 : les bords, qui ne sont pas encore jointifs, laissent apparaître la fraction basale du pénis qui s'est sclérifiée. La portion molle du pénis qui émerge de cette demi-gaine est, au contraire, flexible.

Grapsidae (*sensu* Balss, 1957)

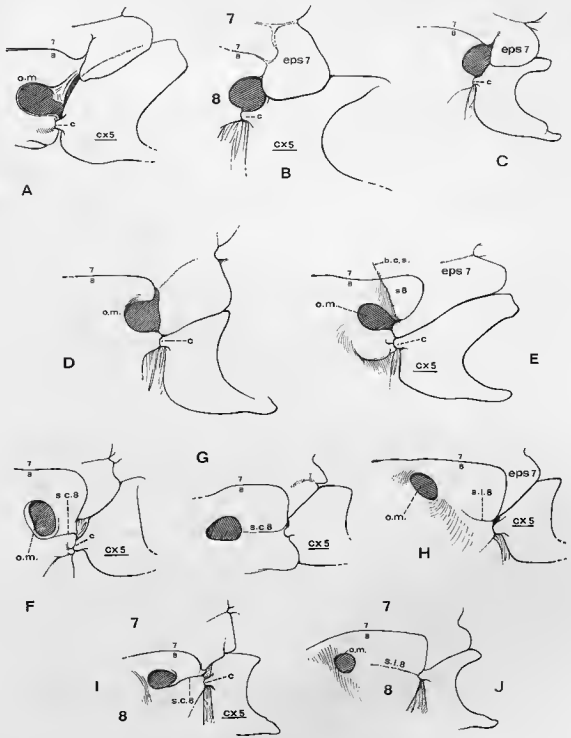
Pour les Grapsidae, Balss (1957, p. 1666) énonce que l'orifice mâle est sternal puis indique, à propos des quatre sous-familles, que l'abdomen remplit tout l'espace entre les coxae des p5 chez les Grapsinae, les Sesarminae et les Plagusiinae, tandis qu'il le remplit à peine chez les Varuninae.

La figure 52 illustre la position de l'orifice génital mâle chez divers Grapsidae : chez les Grapsinae, l'orifice est sternal mais placé à proximité de la coxa, à une certaine distance de la suture 7/8

Fig. 52 A-J. — Localisation sternale de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Grapsidae (*sensu* Balss, 1957).

A-C, Grapsinae : A, *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) ; B, *Goniopsis cruentata* (Latreille) ; C, *Planes minutus* (Linné). D, I, J, Sesarminae : D, *Sesarma dehaani* H. Milne Edwards ; I, *Helice tridens tridens* de Haan ; J, *Metaplax dentipes* (Heller). E, Plagusiinae : *Plagusia depressa depressa* (Fabricius). F-H, Varuninae : F, *Eriocheir sinensi* H. Milne Edwards ; G, *Gaetice depressus* de Haan ; H, *Varuna litterata* (Fabricius).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

(sauf dans le genre *Planes* où l'orifice en est proche) ; chez les Sesarminae, l'orifice est soit proche de la coxa, soit très éloigné ; chez les Plagusiinae, l'orifice, éloigné de la suture 7/8, est encore proche de la coxa ; par contre, chez les Varuninae, l'orifice est complètement déporté en position sternale.

On peut donc conclure, d'une part, que tous les Grapsidae ne sont pas au même niveau évolutif ; d'autre part, que les Varuninae et certains Sesarminae montrent la transformation anagénétique la plus accentuée, à savoir un orifice mâle complètement sternal.

1. Grapsinae

Chez tous les Grapsinae que nous avons examinés (fig. 52A-C), l'orifice mâle s'ouvre non pas sur la coxa de p5 mais à proximité de celle-ci, c'est-à-dire sur la surface sternale, juste au-dessus du point où vient s'articuler le condyle de la coxa de p5 sur le sternite 8. Le pénis se trouve à une certaine distance de la suture 7/8, c'est-à-dire qu'il est assez nettement postérieur à cette dernière. Face au condyle, une saillie sur le sternum prolonge en quelque sorte l'articulation de la coxa et forme la base de l'orifice mâle.

Cette disposition caractérise les genres *Grapsus* Lamarck (pl. 20, fig. 1-2), *Geograpsus* Stimpson, *Goniopsis* de Haan, *Leptograpsus* H. Milne Edwards, *Metopograpsus* H. Milne Edwards, *Pachygrapsus* Randall. Chez tous, le pénis occupe une position transversale. Une variante différencie ces divers genres : l'épisternite 7 s'approche plus ou moins du pénis et même du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Chez *Grapsus* (fig. 52A), l'épisternite 7 est éloigné du pénis, tandis que chez *Pachygrapsus*, *Metopograpsus*, *Leptograpsus*, il parvient jusqu'au pénis, parfois même jusqu'au condyle, en empiétant largement sur la coxa de p5. Chez *Goniopsis* (fig. 52B), l'épisternite 7, cordiforme, s'étend très postérieurement.

Parmi les Grapsinae examinés, une seule exception : le genre *Planes* Leach (fig. 52C). Le pénis sort bien sur le sternum mais contre la coxa, et il se trouve tout près de la suture 7/8.

Le pénis des Grapsinae est parfois fortement calcifié dans sa partie basale, notamment chez *Grapsus* et *Metopograpsus*.

2. Varuninae

L'ouverture génitale mâle se trouve refoulée sur le sternum, loin de la coxa de p5 et de la suture 7/8, surtout dans les genres *Varuna* H. Milne Edwards (fig. 52H ; pl. 20, fig. 4a, 4b, 5) ; *Tetragrapsus* Rathbun ; *Pseudograpsus* H. Milne Edwards (liste non exhaustive). Une large portion du sternite 8 apparaît à découvert, postérieurement au sternite 7. Un sillon transversal, court, part du condyle articulaire de la coxa et parcourt le sternite 8 sur une faible distance : nous l'avons appelé *sillon incomplet du sternite 8*. Chez *Gaetice* Gistel (fig. 52G), chez *Brachynotus* de Haan et chez *Cyrtograpsus* Dana, la disposition est comme précédemment mais le sillon en question rejoint l'orifice mâle et divise en deux la portion visible du sternite 8 : nous l'avons appelé *sillon complet du sternite 8*.

Chez ces derniers genres de Crabes, à sternite 8 développé, la partie de ce dernier située postérieurement à la coxa de p5 et limitée par un sillon peut être homologuée à l'épisternite 8.

Le genre *Eriocheir* de Haan (fig. 52F) possède sensiblement la même disposition mais l'orifice mâle ainsi que le pénis, à base très élargie, sont nettement plus rapprochés de la coxa de p5 ; un sillon traverse la portion visible du sternite 8, antérieurement au condyle de la coxa ; autour de ce dernier, la surface sternale forme une saillie, ce qui n'existe nullement chez *Varuna* par exemple, où un large espace sépare la coxa de l'orifice mâle. Chez *Eriocheir*, la migration de l'orifice mâle vers la zone médiane de la surface sternale est moins accentuée que chez les autres Varuninae examinés. Il faudrait évidemment vérifier la disposition chez tous les genres et, aussi, toutes les espèces de cette sous-famille.

3. Sesarminae

Il existe deux types de disposition chez les Sesarminae.

Chez les *Sesarma* Say *s.l.* (fig. 52D), l'orifice mâle est placé comme chez les Grapsinae, à savoir sur le sternum tout près de la coxa de p5 et postérieurement à la suture 7/8. Le condyle articulaire

Source : MNHN, Paris

de la coxa est entouré par un bourrelet sternal. L'abdomen étant très large dans ses premiers segments, aucune portion du sternite 8 n'est visible quand l'abdomen est reployé, tout comme chez les Grapsinae. L'épisternite 7 rejoint le condyle et, aussi parfois très largement (selon les espèces), la portion sternale qui encadre le condyle, ce qui a pour effet de séparer l'orifice mâle de la coxa. Ce caractère rapproche le genre *Sesarma* s.l. des Grapsinae tels que *Pachygrapsus*, *Metopograpsus*, *Goniopsis* (fig. 52B). Une caractéristique des *Sesarma* semble être le pénis formant un tube bien constitué, calcifié, dirigé obliquement ou longitudinalement, mobile sur toute sa longueur.

Chez d'autres Sesarminae comme *Metaplax* H. Milne Edwards (fig. 52J) ou *Cyclograpsus* H. Milne Edwards, dont l'abdomen est plus étroit à la base et a des bords à peu près rectilignes, la disposition ressemble à celle des Varuninae (fig. 52F-H). L'orifice mâle est très éloigné de la coxa, noyé au sein du sternite 8. Une large portion du sternite 8 est exposée : un sillon peut le traverser complétement (*Metaplax crenulatus*, *Cyclograpsus punctatus*, *C. integer*), incomplétement (*Metaplax dentipes* : fig. 52J), ou pas du tout (*Metaplax tredecim*).

Dans le genre *Helice* de Haan (fig. 52I), la disposition est comme chez ces derniers genres, c'est-à-dire celle des Varuninae ; mais, comme le troisième segment abdominal est élargi transversalement, il cache la partie antérieure du sternite 8 qui pourrait être exposée ; un sillon complet (*s.c.8*) traverse le sternite 8 jusqu'à l'orifice mâle.

4. Plagusiinae

Le pénis sort sur le sternite 8 prés de la coxa de p5, au-dessus de l'articulation de celle-ci sur le sternum. Sous le condyle articulaire se situe souvent une saillie sternale (dépendant du sternite 8) : cette saillie est visible dorsalement entre le deuxiéme et le troisiéme segment abdominal, quand l'abdomen est rabattu, surtout chez *Percnon* Gistel (pl. 23, fig. 2) où elle entoure le condyle. L'ouverture mâle se trouve loin de la suture 7/8, qui passe très en avant et se continue sur la partie exposée du plastron. En effet, une large portion du sternite 8 n'est pas recouverte par l'abdomen et prend place postérieurement au sternite 7. La disposition est sensiblement la même chez *Plagusia* Latreille (fig. 52E) et chez *Percnon* Gistel, avec seulement des différences concernant la forme de l'épisternite 7, qui s'abaisse ou non jusqu'au condyle de la coxa de p5. A noter pourtant que, chez *P. glabra* Dana (*cf.* pl. 18, fig. 9), le sternite 8 est entièrement caché par l'abdomen. Chez *Percnon planissimum* (Herbts), quand l'abdomen est rabattu, le sternite 8 est visible en deux endroits : une large portion apparaît postérieurement au sternite 7, une plus petite est à découvert entre le deuxiéme et le troisiéme segment abdominal.

Le pénis possède une base élargie et fortement calcifiée dans le genre *Plagusia*.

Ocypodidae (*sensu* Balss, 1957, plus Camptandriinae)

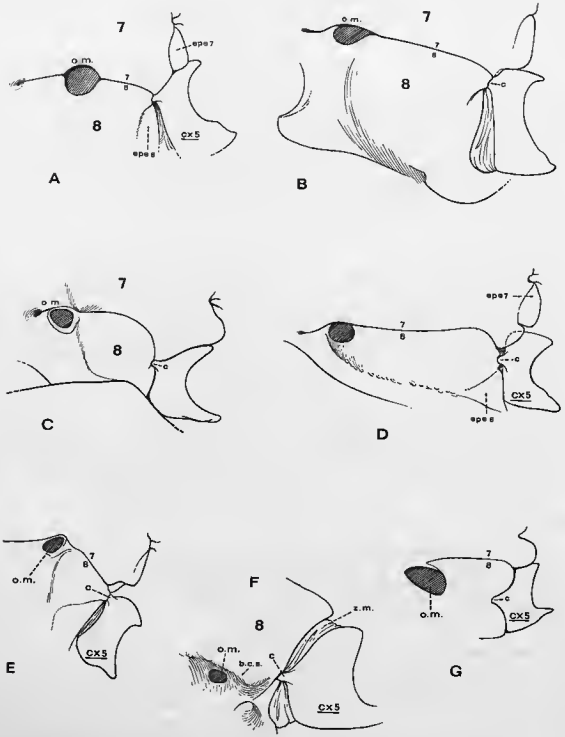
Pour les Ocypodidae, Balss (1957, p. 1663) annonce un orifice mâle sternal. En effet, chez tous les genres que nous avons examinés, l'orifice mâle a migré en position tout à fait sternale et se trouve éloigné de la coxa de p5. Généralement, l'orifice mâle se trouve accolé à la suture 7/8 ou, tout au moins, très proche de celle-ci, ce qui différencie les Ocypodidae (fig. 53A-D) des Grapsidae (fig. 52A-J), famille dans laquelle l'ouverture mâle est éloignée de ladite suture.

1. Ocypodinae

La disposition est constante, aussi bien dans le genre *Ocypode* Weber que dans le genre *Uca* Leach : l'orifice mâle est très nettement sternal (fig. 53A-B). Entre les premiers segments de l'abdomen, à bords sensiblement rectilignes, et la coxa de p5 s'intercale un sternite 8 largement développé chez *Ocypode* (fig. 53B ; pl. 18, fig. 7), un peu moins étalé transversalement chez *Uca* (fig. 53A). Le pénis sort sur la suture 7/8, plus exactement juste à l'endroit où elle pénètre dans la cavité sterno-abdominale ; la suture 7/8 se prolonge encore sur une faible distance, à l'intérieur de la cavité. Un épisternite 8 est présent.

DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Le pénis forme une expansion dirigée presque verticalement, parallèlement à l'axe longitudinal médian. Sa base offre un épaississement calcifié dans le genre *Uca*.

Dans cette sous-famille, l'orifice mâle est donc refoulé très loin de la coxa de p5 (*cf. infra*).

2. Macrophthalminae

Chez les Macrophthalminae, l'orifice mâle est déporté dans la zone sternale, loin de la coxa de p5 :

Dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, deux variantes principales se présentent :

a) La partie exposée du sternite 8 est très élargie et le pénis sort pratiquement sur la suture 7/8 ou, plus précisément, juste au-dessous : *Macrophthalmus parvimanus* A. Milne Edwards (fig. 53D), *M. graeffi* A. Milne Edwards, *M. kempi* Serène, *M. milloti* Crosnier, *M. pacificus* Dana, *M. consobrinus* Nobili. Chez *M. parvimanus*, où le sternite 8 forme une bande très étalée transversalement et étroite, la partie basale du pénis n'est pas complètement recouverte par l'abdomen et apparaît visiblement.

b) La partie exposée du sternite 8 est sensiblement aussi large que longue ; l'orifice mâle s'ouvre postérieurement à la suture 7/8 et paraît n'avoir aucun rapport avec celle-ci : *Macrophthalmus latreillei* Desmarest (pl. 18, fig. 6a, 6b), *M. japonicus* de Haan.

Nous pensons qu'il existe des cas intermédiaires chez les nombreuses espèces de *Macrophthalmus* : l'orifice mâle occupe certainement une place variable par rapport à la suture 7/8, tantôt la touchant comme dans les premiers cas cités ici, tantôt s'en éloignant plus ou moins. Ainsi, chez *M. dilatatus* de Haan, à très large sternite 8, l'orifice mâle se trouve à proximité de la suture 7/8 sans, toutefois, y paraître accolé. Une étude détaillée s'avère indispensable : les caractéristiques relatives à l'orifice mâle pourront être utilisées pour justifier les séparations nécessaires dans ce genre hétérogène.

Chez certains *Macrophthalmus* que nous avons examinés, la partie basale du pénis est entourée par une capsule calcifiée.

Dans le genre *Hemiplax* Heller (parfois rattaché comme sous-genre à *Macrophthalmus*), l'orifice génital mâle est postérieur à la suture 7/8, bien que peu éloigné de celle-ci.

Dans le genre *Euplax* H. Milne Edwards, que Tesch (1915) et Kemp (1919) rattachent à *Macrophthalmus*, l'orifice mâle se trouve sur le sternite 8 à une certaine distance de la coxa (sternite 8 en partie exposé), postérieurement à la suture 7/8 dont il demeure cependant peu éloigné. Chez *E. tridentata* A. Milne Edwards, l'abdomen mâle est très large et porte sur les bords de ses segments 3 à 6 de longues soies raides. A notre avis, l'attribution de ce genre aux Macrophthalminae devrait être révisée.

3. Scopimerinae

Dans cette sous-famille, l'orifice mâle est sternal, c'est-à-dire s'ouvre sur le sternite 8, dont une partie est exposée et se trouve donc loin de la coxa de p5.

Dans les genres *Scopimera* de Haan (*cf.* pl. 26, fig. 6) et *Ilyoplax* Stimpson, l'orifice mâle est une assez vaste ouverture, située un peu postérieurement à la suture 7/8.

Dans le genre *Dotilla* Stimpson (*cf.* pl. 19, fig. 4), l'orifice mâle, sternal, est accolé à la suture 7/8.

Fig. 53 A-G. — Localisation sternale de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Ocypodidae (A-D), chez les Mictyridae (E), les Hymenosomatidae (F) et les Pinnoteridae (G).

A-B, Ocypodinae : A, *Uca tetragonon* (Herbst) ; B, *Ocypode cursor* (Linné) ; C, Camptandriinae : *Paracleistostoma cristatum* de Man ; D, Macrophthalminae : *Macrophthalmus parvimanus* A. Milne Edwards ; E, Mictyridae : *Mictyris longicarpus* Latreille ; F, Hymenosomatidae : *Elamena pilosa* A. Milne Edwards ; G, Pinnoteridae : *Pinnoteres pisum* (Linné).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

4. Camptandriinae

Cette sous-famille comprend des genres auparavant rattachés aux Macrophthalminae. Elle a été reconnue par Stimpson (1858*b* ; 1907) et adoptée, de plus en plus nettement, par Barnes (1967) et par Serène (1974). L'une de ses caractéristiques principales est la forme du pl1♂, coudé en son milieu et complètement reployé, de sorte qu'il occupe seulement la partie proximale de la cavité sterno-abdominale. Chez les espèces des genres *Paracleistostoma* de Man (fig. 53C ; pl. 26, fig. 4, 5) et *Tylodiplax* de Man que nous avons examinées, le sternite 8 forme en arrière du sternite 7 une bande développée, plus ou moins élargie : le pénis sort à une certaine distance de la coxa de p5 et sur la suture 7/8 (ou, plus exactement, l'orifice mâle se trouve juste au-dessous de la suture 7/8, à la limite de la cavité sterno-abdominale et du plastron). Le gonopode mâle est tout à fait sternal.

Pinnoteridae (*sensu* Balss, 1957)

Balss (1957, p. 1659) indique un orifice mâle sternal. Dans les divers genres, selon que la portion exposée du sternite 8 est relativement peu étendue (*Pinnoteres* Latreille, *Ostracoteres* H. Milne Edwards), moyennement large (*Tritodynamea* Balss), ou extrêmement étalée (*Pinnixa* White), l'orifice débouche à quelque distance ou très loin de la coxa de p5.

Chez *Pinnoteres* (fig. 53G) et chez *Ostracoteres* (*cf.* fig. 24D), un orifice vaste et bien délimité s'ouvre postérieurement à la suture 7/8.

Chez *Pinnixa* (*cf.* pl. 24, fig. 7-8), où tous les sternites, y compris le sternite 8, sont très élargis, l'orifice se trouve à l'extrémité interne de la suture 7/8, là où elle s'interrompt à son entrée dans la cavité sterno-abdominale ; un très large écart sépare donc l'orifice mâle de la coxa de p5.

Les Pinnoteridae montrent, quant à la localisation de l'orifice génital mâle, qu'ils ne sont pas tous au même niveau évolutif, ce qui est en rapport avec l'élargissement plus ou moins grand du plastron sternal.

Gecarcinidae (*sensu* Balss, 1957)

Balss (1957, p. 167) annonce pour cette famille un orifice mâle sternal. En effet, chez les Gecarcinidae, l'ouverture génitale mâle, qui n'est plus coxale, est devenue franchement sternale ; mais il existe des différences importantes quant à sa localisation par rapport à la coxa de p5. Nous ne citerons ici la conformation que chez quelques genres ; il faudra évidemment étendre cette étude à toutes les espèces connues.

Fig. 54 A-H. — Localisation de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers genres.

A-D, Gecarcinidae : A, *Cardisoma carnifex* (Herbst) ; B, *Cardisoma armatum* Herklots ; C, *Cardisoma hirtipes* Dana ; D, *Gecarcinus planatus* Stimpson. En A, B, C, c'est-à-dire dans le genre *Cardisoma* Latreille, l'orifice mâle s'ouvre tout près de la coxa ; en D, c'est-à-dire dans le genre *Gecarcinus* Leach, l'orifice mâle est complètement sternal. (En B et D, le pénis n'a pas été représenté).

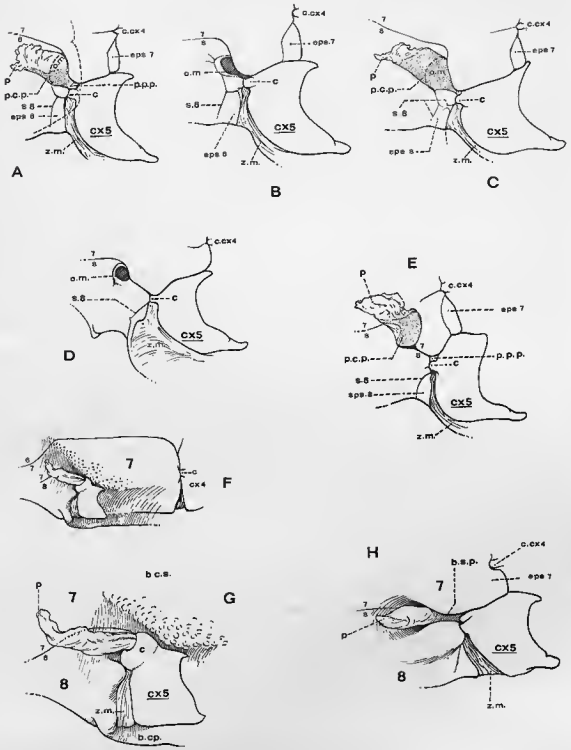
E, Ocypodidae (*sensu* Chace et Hobbs, 1969 ; Türkay, 1970) : *Ucides cordatus cordatus* (Linné) (= *Uca una* Latreille). L'orifice mâle se trouve déporté en position sternale : il est accolé à la suture 7/8 et un pénis développé, en partie sclérifié, en émerge.

F, G, Retroplumidae : *Retropluma* sp., sous deux angles de vues (F : vue d'ensemble du sternite 7 ; G, gros plan sur la coxa de p5). Le pénis sort du condyle, en forme de bourrelet, de la coxa de p5 (patte atrophiée, dorsale et rapprochée du plan sagittal médian).

H, Goneplacidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1656) : *Ommatocarcinus macgillivrayi* White. Les sternites 7 et 8 ne sont pas tout à fait jointifs et laissent apparaître la base du pénis qui, découverte, s'est sclérifiée.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Chez *Cardisoma carnifex* (Herbst) (fig. 54A), l'orifice s'ouvre sur le sternite 8 mais il paraît accolé au tout petit condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Le sternite 7, ou plus précisément l'épisternite 7, ne rejoint pas le sternite 8 : un très faible espace les sépare. Un gros et large pénis, à base calcifiée, sort juste au départ de la suture 7/8. Aucune portion du sternite 8 n'est visible quand l'abdomen est rabattu.

Chez *Cardisoma armatum* Herklots (fig. 54B), la disposition est à un stade tout aussi primitif et, sur le dessin que nous donnons, on distingue très bien la partie exposée du pénis qui, normalement, est cachée par l'épaisse frange de soies qui borde la lisière de la cavité sterno-abdominale.

Chez *Cardisoma hirtipes* Dana (fig. 54C), l'épisternite 7 est pratiquement rejoint par une avancée du sternite 8 (le pénis demeure néanmoins encore visible entre les deux pièces pas tout à fait jointives). L'orifice mâle apparaît donc en position un peu plus sternale que chez *C. carnifex*. Le gros pénis, également calcifié en grande partie, sort postérieurement à la suture 7/8. De part et d'autre du premier segment abdominal, la partie latéro-externe du sternite 8 est laissée à découvert ; la base du pénis n'est protégée que par les soies qui garnissent les bords de l'abdomen.

Dans le genre *Gecarcinus* Leach, chez *Gecarcinus* (*Gecarcinus*) *lateralis lateralis* (de Fréminville), comme chez *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson (fig. 54D ; pl. 19, fig. 11) et *G.* (*Johngarthia*) *weileri* (Sendler), l'épisternite 7 et le sternite 8 se sont fusionnés complètement et sur une assez large étendue, de sorte que l'orifice mâle apparaît tout à fait sternal et éloigné de la coxa. Un pénis, à base très élargie et partiellement calcifié, sort postérieurement à la suture 7/8 mais accolé à celle-ci ; les premiers segments abdominaux étant très larges, aucune portion du sternite 8 n'est à découvert quand l'abdomen est rabattu.

L'orifice mâle débouche en position franchement sternale dans le genre *Epigrapsus* Heller, plus précisément chez *Epigrapsus politus* Heller, où l'épisternite 7 s'étend postérieurement et se fusionne avec le sternite 8.

Le genre *Ucides* Rathbun (= *Œdipleura* Ortmann) doit être transféré dans la famille des Ocypodidae, d'après la proposition de Chace et Hobbs (1969, p. 223), que Türkay (1970, p. 350) approuve. Bien que nous adhérions à l'opinion des auteurs mentionnés, nous traiterons de ce genre avec les Gecarcinidae en le maintenant provisoirement, pour faciliter la tâche du systématicien, dans les Gecarcinidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1671).

Chez *Ucides cordatus cordatus* (Linné) (= *Uca una* Latreille) (fig. 54E), l'orifice mâle est tout à fait sternal ; le sternite 7 se prolonge postérieurement pour venir se fusionner avec le sternite 8. L'orifice mâle semble être *antérieur* à la suture 7/8. Il en sort un pénis à base fortement sclérifiée. Une petite portion du sternite 8 est visible entre le premier segment abdominal et la coxa de p5, quand l'abdomen est rabattu.

En conclusion, tous les Gecarcinidae ne se trouvent pas au même niveau évolutif. La localisation de l'orifice génital mâle pourra être utilisée dorénavant pour déceler les divers stades d'anagenèse de ce groupe.

Mictyridae

Les Mictyridae ou « Crabes soldats », dont nous avons longuement décrit le sternum thoracique, possèdent un plastron extrêmement élargi, d'un type tout à fait original. L'orifice génital mâle débouche en position tout à fait sternale et une large portion du sternite 8 sépare la coxa de p5 des premiers segments de l'abdomen. Chez *Mictyris longicarpus* Latreille (fig. 29A, C), l'ouverture, légèrement postérieure à la suture 7/8, se trouve surmontée d'un éperon calcifié qui s'appuie sur le sternite 7. Le pénis, foliacé et sétifère, ne ressemble à celui d'aucun autre genre de Crabe.

Palicidae (= Cymopolidae)

Les Palicidae possèdent un sternum thoracique extrêmement élargi, avec les sutures 4/5 et 7/8 toutes interrompues. La dernière paire de pattes ambulatoires est réduite et ramenée sur le dos ; les deux coxae n'étant que faiblement rapprochées du plan sagittal médian, un assez large espace les

Source : MNHN, Paris

sépare de l'abdomen ou, plus précisément, du premier pléopode sexuel mâle. Une disposition spéciale existe au niveau du sternite 8 : deux zones tubulaires sont accolées et, de cette sorte de gaine, contournée par l'épisternite 7, sort un assez long pénis. C'est cette disposition que nous avons rencontrée chez *Palicus caroni* (Roux) (fig. 30G). On peut ranger les Palicidae parmi les vrais Catométopes mais dans une catégorie à part, la structure au niveau du sternite 8 n'étant comparable à aucune autre.

Hexapodidae (= Hexapodinae *sensu* Balss, 1957)

Dans cette famille de Crabes, qui ne sont pas décapodes puisque la dernière paire de pattes a complètement disparu, le somite correspondant à p5, c'est-à-dire le sternite 8, est cependant présent : il est simplement recouvert dans sa majeure partie par le bord postérieur de la carapace (fig. 32, 33F). Dans notre description du sternum thoracique chez les Hexapodidae, nous décrivons longuement cette disposition morphologique originale (chapitre III, p. 00).

Il nous est difficile de donner des précisions sur la localisation exacte de l'orifice génital car nous n'avons vu que peu de matériel mâle. De toute façon, comme p5 et, avec lui, sa coxa ont disparu, l'orifice mâle ne peut pas être coxal. La partie latéro-interne du sternite 8 remonte le long du sternite 7, sur les bords de la cavité sterno-abdominale : c'est à cet endroit que l'on observe le pénis et, postérieurement, le canal éjaculateur (fig. 32, *p*., *c.é*).

La localisation de l'orifice mâle est sternale chez les Hexapodidae mais on ne peut ranger cette famille dans les Catométopes : en effet, on ignore ce que serait la disposition si une p5 existait, notamment ce que l'on observerait si était retrouvé l'énigmatique genre *Amorphopus* Bell, chez lequel, paraît-il, la dernière paire de pattes demeure sous forme d'un petit tubercule, placé dans une encoche à la base de p4 (*cf.* p. 114).

Hymenosomatinae

Les Hymenosomatidae sont caractérisés par leur plastron sternal extrêmement élargi, de forme généralement ovalaire et par les sutures 4/5 à 7/8 confinées sur les bords du plastron. Le sternite 8, largement fusionné avec le sternite 7 sur la partie exposée du plastron, est à découvert sur une vaste étendue. Les pattes de la dernière paire (p5) sont rapprochées, quoique faiblement, du plan sagittal médian et occupent une position quelque peu dorsale. Étant donné l'élargissement du sternum thoracique dans sa partie postérieure, l'orifice mâle se trouve déporté en une position proche de la zone médiane : l'ouverture est creusée sur le bord de la cavité sterno-abdominale au sein du sternite 8 et n'a aucun rapport avec la suture 7/8, qui est située très antérieurement. Le pénis, à base trapue, sort donc tout près de la base du plt.

Nous nous demandons si, chez les Hymenosomatidae, où l'orifice génital est si éloigné de la coxa de p5, le conduit mâle passe — comme on l'indique pour les autres Crabes — par l'article proximal de la dernière patte : peut-être n'y a-t-il pas de détour par la coxa de p5 et le canal éjaculateur se dirige-t-il directement vers l'orifice sternal ? Ce n'est là qu'une hypothèse et, seule, une dissection permettrait de connaître la morphologie exacte de l'appareil reproducteur mâle des Hymenosomatidae (*cf. infra*).

La disposition que nous venons de décrire est celle d'*Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A : l'orifice mâle est indiqué juste sous l'abdomen, sur le bord de la cavité sterno-abdominale). La même conformation caractérise *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (*cf.* pl. 20, fig. 8).

III. RÉSUMÉ DES ACQUISITIONS NOUVELLES SUR LES ORIFICES GÉNITAUX MÂLES

On indique généralement que, chez les Crustacés, les orifices génitaux mâles s'ouvrent sur la coxa de la cinquième paire de péréiopodes, c'est-à-dire que les canaux déférents issus des testicules se prolongent postérieurement jusqu'aux derniers appendices thoraciques.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Décapodes, les Natantia et une grande partie des Reptantia possèdent en effet un orifice mâle coxal. Il en est ainsi chez un certain nombre de Brachyoures ; mais quelques familles de Crabes sont caractérisées par un orifice mâle s'ouvrant sur le sternum thoracique.

Il est normal de s'attendre à ce que, chez les formes à sternites thoraciques réduits, l'orifice soit situé sur la coxa : celle-ci, percée de son orifice d'où sort parfois un pénis développé, est proche du plan sagittal médian, donc des pléopodes. Au fur et à mesure que s'élargit le corps et, consécutivement, le sternum thoracique, les coxae s'écartent de l'axe médian et, postérieurement, une zone sternale s'intercale entre les p5. Nous avons montré, chez des Crabes de la lignée panopéenne, comment à la mise en place d'une portion de plus en plus largement exposée du sternite 8 correspondait la formation d'une sorte de gaine pénienne. La localisation sternale de l'orifice est liée au processus de carcinisation.

Chez les Brachyoures à orifices femelles coxaux (péditrèmes), à savoir chez des formes à sternum thoracique peu développé, l'orifice mâle est toujours coxal. Du reste, chez tous les péditrèmes, la dernière paire de pattes est réduite, dorsale : les coxae des deux p5 sont généralement rapprochées, un étroit plastron les séparant : le pénis qui débouche de la coxa se trouve donc peu éloigné du pl1 et aboutit pratiquement à la base de celui-ci (*cf.* fig. 60-63).

Chez les Brachyoures sternitrèmes, nous avons montré qu'un plastron de plus en plus large se mettait en place au cours de l'évolution. Chez les sternitrèmes à sternum thoracique encore très étroit, l'orifice demeure coxal : le sternite 8 est réduit, les coxae des deux p5 sont rapprochées, les pénis demeurent proches des pléopodes 1 (par exemple, *Corystes* : *cf.* fig. 46A ; *Thia* : *cf.* fig. 46C ; *Atelecyclus* : *cf.* fig. 46B). Dans certaines familles à sternum devenu plus large (Xanthidae, Majidae, Parthenopidae), l'orifice mâle est toujours coxal (*Xantho* : *cf.* fig. 47A ; *Menippe* : *cf.* fig. 47B ; *Kraussia* : *cf.* fig. 46G ; *Maja* : *cf.* fig. 46I ; *Lambrus* : *cf.* fig. 46H).

Sur un schéma diagrammatique (fig. 55), nous avons montré les divers emplacements que pouvait occuper l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 (fig. 55A). L'orifice se trouve soit assez loin du bord (n° 5), soit peu éloigné de celui-ci (n° 2), soit à la limite du bord coxal (n° 4, *Carpilius* : *cf.* fig. 47D) ; il peut aussi être situé sur le condyle d'articulation de la coxa sur le sternum (n° 6, par exemple *Pilumnus* : *cf.* fig. 47E), ou encore à l'extrémité de ce dernier (*cf.* fig. 50A : *Halimede* ; fig. 47D : *Globopilumnus*).

Chez les Oxystomata (*sensu* Balss) à plastron très étroit, l'orifice génital mâle est coxal : Calappinae (*cf.* fig. 46D). Lorsque le plastron s'élargit, comme chez les Dorippidae du genre *Dorippe* (*cf.* fig. 28), l'orifice conserve sa localisation coxale mais la disposition est spéciale du fait de la réduction

---

Fig. 55. — Représentation diagrammatique montrant les divers emplacements de l'orifice génital mâle chez les Brachyoures. (Orifice génital représenté par un cercle hachuré).

A, Orifice mâle *coxal* (sur la coxa de p5), situé en divers endroits de la coxa. Le n° 6 correspond à la position sur le condyle articulaire coxa-sternum ; le n° 1 représente un tubercule coxal, comme dans le genre *Dorippe* par exemple (*cf.* fig. 46 F).

B, D, processus de migration de l'orifice génital mâle qui, de coxal en B, devient *sternal* en D ; recouvrement de la coxa par deux avancées (avancée antérieure et avancée postérieure) des sternites 7 et 8, qui se rejoignent et dont les bords deviennent jointifs. Ces trois schémas illustrent le processus décrit et figuré (*cf.* fig. 45 A-C) chez trois genres de Leucosiidae (*Ilia*, *Lithadia* et *Leucosia*). La partie découverte de la coxa est en grisé, l'orifice en noir.

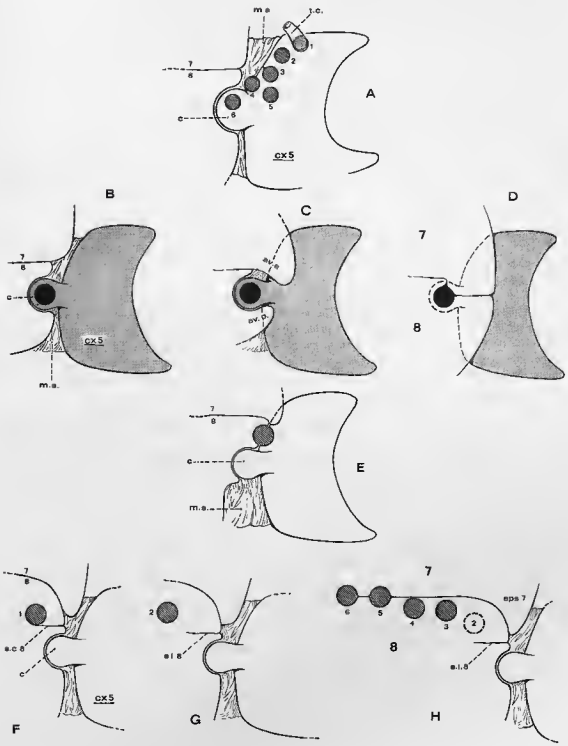
E, orifice génital mâle à la limite de la coxa et du sternum thoracique.

F, G, orifice génital *sternal*. Éloigné de la suture 7/8, il est soit encore proche de la coxa et relié à celle-ci par un sillon (sillon complet du sternite 8), soit plus éloigné de la coxa et le sillon qui part de cette dernière ne rejoint pas l'orifice (sillon incomplet du sternite 8). Ces schémas représentent les dispositions rencontrées chez les Grapsidae (*cf.* fig. 52 A-J).

H, orifice mâle sternal, déporté très loin de la coxa de p5 et plus ou moins proche de la suture 7/8. Les n^{os} 4-5 illustrent la disposition rencontrée chez les Ocypodidae (*cf.* fig. 53 A-D) ; le n° 6, celle des Pinnoteridae du genre *Pinnoteres* (*cf.* fig. 53 G).

av.a., avancée antérieure, appartenant au sternite 7 ; av.p., avancée postérieure, appartenant au sternite 8 ; c, condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; cx 5, coxa de p5 ; eps7, épisternite 7 ; m.a., membrane d'articulation ; s.c. 8, sillon complet du sternite 8 ; s.i. 8, sillon incomplet du sternite 8 ; 7, 8, sternites thoraciques 7 et 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

des p5 et de leur faible éloignement du plan sagittal médian : de la coxa s'élève un tubercule coxal auquel fait suite un long pénis (fig. 55A, nº 1, *t.c.* : *cf. Dorippe*, fig. 46F).

En revanche, chez les Leucosiidae, Oxystomata extrêmement spécialisés, on assiste à la migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal. Notre schéma 45A-C montre les étapes de ce processus, à savoir la réunion au-dessus de la coxa des parties latéro-dorsales des sternites 7 et 8. Il existe deux orifices au stade figuré en D : un orifice coxal et un orifice sternal. La figure 55B-D est la représentation diagrammatique de la figure 45 : on distingue bien, dans le genre *Leucosia*, l'orifice génital mâle coxal (en pointillé) et l'orifice mâle sternal (en grisé) ; le recouvrement de la coxa par les deux avancées appartenant au sternite 7 et au sternite 8 est manifeste.

Chez les Portunidae le corps s'étale transversalement, le plastron sternal s'élargit, le sternite 8 prend de l'importance et même devient notablement visible, exposé de part et d'autre de l'abdomen. L'orifice mâle demeure coxal chez *Carcinus* (fig. 47F). Chez les Crabes nageurs les plus élargis, on dénote une légère tendance vers la disposition catométope : le pénis est couché dans une dépression sternale, avec une ébauche de recouvrement par les parties latéro-dorsales du sternite 8 ; l'orifice n'en conserve pas moins sa localisation coxale (*cf.* fig. 47G, H : *Callinectes* et *Podophthalmus*).

Sur notre figure diagrammatique, la figure 55E représente l'orifice génital mâle à la limite de la coxa et du sternum. On peut supposer que, immédiatement après ce stade, se situe l'étape où l'orifice mâle ne s'ouvre plus sur la coxa mais, devenu sternal, se trouve accolé à la paroi coxale, comme on le voit chez certains Grapsidae tels que *Grapsus* (*cf.* fig. 52A), *Goniopsis* (*cf.* fig. 52B), *Planes* (*cf.* fig. 52C), certaines *Sesarma* (*cf.* fig. 52D).

En effet, les Grapsidae ne montrent pas une disposition homogène. Chez les uns (Grapsinae, Sesarminae *pro parte*), l'orifice mâle débouche sur le sternum encore tout près de la coxa de p5 : cette disposition est apomorphe par rapport à la localisation coxale de l'orifice mâle mais plésiomorphe par rapport à une ouverture moins latérale, plus déportée dans la partie médiane du sternum thoracique. Cette deuxième disposition se rencontre, à des stades divers, chez les Varuninae (*cf.* fig. 52F-H) et chez une partie des Sesarminae (*cf.* fig. 52f-J). L'orifice peut donc se trouver très loin de la coxa chez divers Grapsidae à sternum élargi.

Chez les Pinnoteridae, famille qui renferme des genres à plastron plus ou moins élargi, l'orifice s'ouvre plus ou moins loin de la coxa en fonction de la largeur de la région postérieure du corps (*cf.* fig. 53G : *Pinnoteres*).

La famille des Gecarcinidae nous montre divers stades évolutifs en ce qui concerne l'orifice génital mâle. Divers stades de la « migration » de l'ouverture se manifestent non seulement à l'intérieur de cette famille, par ailleurs assez homogène (si on exclut le genre *Ucides* : *cf.* p. 214 et fig. 54E), mais aussi au sein même d'un genre (*Cardisoma* : *cf.* fig. 54A-C). Dans le genre *Gecarcinus* (*cf.* fig. 54D), la disposition est uniforme : l'orifice mâle est sternal, toujours très éloigné de la coxa de p5.

En revanche, tous les Ocypodidae sont de francs Catométopes : une très large partie du sternite 8 est exposée et sépare l'abdomen de la coxa de p5. L'orifice mâle débouche au sein du sternum thoracique, généralement à proximité de la suture 7/8. Chez tous les genres que nous avons examinés dans les diverses sous-familles (*cf.* fig. 53A-D), l'uniformité de la disposition est remarquable : éloignement de l'orifice génital par rapport à la coxa et accolement de celui-ci à la suture sternale thoracique 7/8. Les Ocypodidae montrent une disposition apomorphe quant à l'orifice génital mâle. Nous avons examiné l'hypothèse que le canal déférent pouvait ne pas se prolonger postérieurement jusqu'au cinquième péréiopode, ne pas faire un « détour », en quelque sorte « inutile », et devait aboutir simplement au sein du sternum, sans avoir auparavant rejoint la coxa de p5. Une dissection chez *Ocypode cursor* (Linné) (fig. 56) nous a montré un canal, que nous homologuons à la terminaison du canal déférent (canal éjaculateur), se rendant directement vers le pénis, au milieu du thorax, sans passer par la dernière paire de pattes (fig. 56B). D'autres dissections seront nécessaires pour contrôler notre observation. En bref, nous supposons que, au moins chez certains Ocypodidae, le canal déférent ne se dirige pas vers la coxa du cinquième péréiopode mais irait directement vers la zone postéro-médiane du thorax. Il est possible que, notamment chez les Varuninae et peut-être chez les *Gecarcinus* où l'orifice mâle est franchement sternal, la disposition soit analogue à celle supposée dans le genre *Ocypode*.

Source : MNHN, Paris

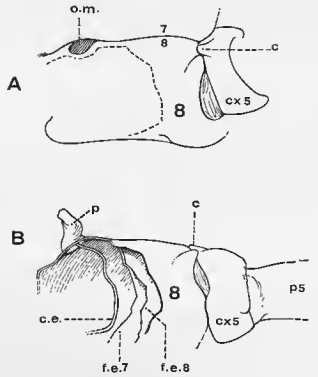


FIG. 56 A-B. — *Ocypode cursor* (Linné).

A, localisation sternale de l'orifice génital mâle, très loin de la coxa de p5 et sur la suture 7/8. (En pointillé, tracé de la dissection de la figure B) ; B, dissection consistant en une ouverture dans le sternite 8 et dans l'endosternite 7/8 : on observe le canal éjaculateur qui se prolonge directement vers le pénis sans passer par la coxa de p5. Dissection faite par Mr M. GAILLARD.

c, condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; cx5, coxa de p5 ; c.e., canal éjaculateur ; f.e. 7, feuillet antérieur de l'endosternite 7/8 ; f.e. 8, feuillet postérieur de l'endosternite 7/8 ; p, pénis ; 8, sternite thoracique 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.

Sur notre représentation diagrammatique (fig. 55), les schémas F à H indiquent les différents emplacements de l'orifice génital mâle sur le sternum. Il peut être encore assez proche de la coxa et éloigné de la suture 7/8 : un sillon (que nous avons appelé *sillon complet du sternite 8*) peut relier le bord coxal à l'orifice : fig. 55F. L'orifice mâle peut aussi être le plus éloigné de la coxa : le sillon qui part de cette dernière est alors *incomplet* (fig. 55G).

Enfin, les nombreux exemples où l'orifice mâle se situe sur la suture 7/8 ou à proximité de celle-ci sont représentés sur la figure 55H. Ces cas peuvent être ceux des Goneplacidae *sensu* BALSS ou, par exemple, ceux des Crabes de la lignée panopéenne de la figure 51 : l'orifice mâle est toujours coxal mais une gaine se forme par-dessus le pénis.

Chez *Ommatocarcinus* White (fig. 54H), le pénis n'est pas complètement recouvert, les bords des sternites 7 et 8 laissant entre eux un espace et n'étant donc pas jointifs. La partie exposée du pénis s'est sclérifiée. Dans le genre *Neommatocarcinus* Takeda et Miyake (1969*c*, p. 173, fig. 6), avec l'espèce *N. huttoni* (Filhol), le pénis apparaît également à découvert ; les deux auteurs japonais distinguent deux parties : « transparent part of sperm duct » et « calcified part of sperm duct », cette dernière étant la portion pénienne exposée.

Les nos 4, 5 et 6 de la figure 55H illustrent les Ocypodidae dont l'orifice mâle est franchement sternal et où, peut-être, le canal déférent ne fait pas de détour par la coxa de la dernière paire de péréiopodes.

Source : MNHN, Paris

Chez les Mictyridae (fig. 29A-C, 53E) et chez les Hymenosomatidae (fig. 30A, 53F), l'orifice mâle est complètement sternal. Chez *Mictyris*, il est peu éloigné de la suture 7/8 sur laquelle il projette un éperon sclérifié. En revanche, chez les nombreux genres d'Hymenosomatidae, il s'ouvre extrêmement loin de la suture 7/8 qui, avec une courbure accentuée vers le haut, passe très en avant. Là encore, nous faisons l'hypothèse que le canal éjaculateur a un trajet direct vers l'orifice, sans passage par la coxa de p5.

Restent les familles à plastron élargi mais où la dernière paire de péréiopodes est réduite, ramenée dorsalement, et où les coxae sont rapprochées du plan sagittal médian. Chez les Retroplumidae (fig. 54F-G), l'orifice mâle est coxal : il s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5, ce condyle s'intercalant entre le large sternite 7 et une saillie du sternite 8. Dans cette famille, la totalité du sternite 8, lequel est réduit, est recouverte par l'abdomen.

Par contre, chez les Palicidae (fig. 30G), l'orifice mâle est sternal, avec une sorte de gaine formée de deux pièces recouvrant, semble-t-il, le pénis.

Enfin, chez les Hexapodidae à p5 disparus et sternite 8 ayant glissé sous la carapace (fig. 32, 33F), l'orifice mâle ne peut être appendiculaire puisque la dernière paire de pattes est absente. Le cas des Hexapodidae est spécial et des dissections seront nécessaires pour déceler l'emplacement exact de l'orifice génital mâle.

En conclusion, les Brachyoures les plus ancrés dans la disposition catométope seraient :

1) les Ocypodidae ;
2) les Hymenosomatidae ; les Mictyridae ;
3) certains Grapsidae (Varuninae et divers Sesarminae) ;
4) le genre *Gecarcinus* Leach parmi les Gecarcinidae.

Certains Leucosiidae sont aussi des Catométopes, c'est-à-dire possèdent un orifice mâle sternal : par exemple, le genre *Leucosia* Weber. Ainsi, on est amené à admettre que la migration sternale de l'orifice génital mâle est une tendance apomorphe, se manifestant dans des groupes variés, sans liens phylétiques.

Si les recherches ultérieures confirmaient le trajet abrégé des voies spermatiques — si nous l'avons correctement observé chez *Ocypode cursor* —, c'est-à-dire sans détour par la coxa de la dernière paire de péréiopodes, on se trouverait en présence d'une importante innovation évolutive. Avec un canal déférent qui, avec le déplacement de l'orifice mâle vers le milieu du sternum, devenait de plus en plus long, s'installait, par le poids du passé, une imperfection anatomique dont certains Crabes se seraient débarrassés en établissant un raccourci dont les avantages sélectifs sont évidents.

Source : MNHN, Paris

Chapitre VII

PLÉOPODES SEXUELS MÂLES

Les pléopodes sexuels mâles, à savoir les deux premières paires d'appendices abdominaux qui ont perdu en grande partie leur forme originelle et leur fonction primitive, sont des organes spécialisés, servant à la transmission du sperme depuis le pénis jusque dans les voies femelles avec, dans de nombreux cas, son intromission à l'intérieur de vulves.

I. HISTORIQUE

H. Milne Edwards (1834, p. 169-170) s'attarde peu sur la description des organes de copulation. Pour lui, « les membres abdominaux de la première et de la seconde paires ont une forme très différente de ceux qui suivent (lorsqu'il en existe d'autres), ou de ceux de la femelle, et paraissent servir comme des organes excitateurs dans l'acte de la reproduction [...]. Ils ont ordinairement la forme de stylets tubulaires, et sont formés par une lame cornée enroulée sur elle-même ; ceux de la première paire sont grands, et renferment dans leur intérieur les seconds qui sont rudimentaires ». Les premier et deuxième pléopodes sexuels ne sont représentés que chez *Maja verrucosa* (Histoire naturelle, Planches, pl. 3, fig. 15, 16). H. Milne Edwards et Lucas (1842-1844) sont des précurseurs dans la figuration des pléopodes sexuels, par exemple chez « *Xantho Orbignyi* » (1843, pl. 7, fig. 1d, e).

Dana (1852*c*, p. 62-63) reconnaît deux groupes de Brachyoures : ceux dont « the verges proceed directly from the base of the posterior legs » et ceux dont « they pass from the sternum inside of the base of legs » [...] In fact, the position of the verges is nearly the same in all, as regards distance from the medial line » (Dana, 1852*c*, p. 63). Pour Dana il existe une insertion cancroïde des « verges » (par exemple, pour *Galene* de Haan, *ibid.*, p. 231 ; pour *Melia* Latreille, *ibid.*, p. 242) et une insertion grapsoïde. Mais l'auteur américain ne s'intéresse pas davantage aux pléopodes sexuels mâles.

C'est principalement à G. L. Duvernoy que l'on doit les premières descriptions détaillées des organes copulateurs et de leur extrême diversité chez les Décapodes.

Dans une note préliminaire d'ordre général et courte (1849), Duvernoy insiste sur l'intérêt systématique des « organes de la propagation sexuelle », mâles mais aussi femelles. Il écrit « *que les organes reproducteurs ne paraissent pas subordonnés aux organes conservateurs de la vie*, ou, en d'autres termes, que le genre de vie de l'animal peut varier beaucoup ; que sa nourriture peut être exclusivement animale ou végétale, ou mélangée, sans que les organes reproducteurs éprouvent de changements correspondants, dans le plan général de leur organisation » (Duvernoy, 1849, p. 323).

En 1850, Duvernoy publie une deuxième note, spécialement consacrée aux Crustacés Décapodes, séparés en Brachygastres et en Macrogastres d'après divers caractères mais surtout d'après « la position des verges ; toujours extérieures dans les premiers, s'enroulant dans l'intérieur du corps chez les derniers, et ne se déroulant au dehors qu'à l'époque du rapprochement des sexes » (Duvernoy, 1850, p. 342-343). Les verges décrites par Duvernoy représentent ce qu'on appelle actuellement pénis.

Duvernoy développe ces remarques dans un travail plus important (1853). Les *Macrogastres*, dont les « verges » ne sortent qu'au moment de l'érection, comprennent : les Langoustes et les Scyllares, démunis « d'organes accessoires qui faciliteraient l'accès de la liqueur fécondante sur les œufs de la femelle » (p. 137) ; le Homard, pourvu de « sortes de fausses pattes abdominales, dont la forme et la disposition ont évidemment pour usage de saisir et d'emboîter les verges, lors de leur déroulement, et de les diriger vers les œufs ou les ori-

Source : MNHN, Paris

fices des oviductes de la femelle » ; les Écrevisses et les Galathées, qui ont deux paires d'appendices « plus ou moins calcaires, attachés aux deux premiers anneaux de l'abdomen, dont les deux du même côté se complètent pour engainer la verge correspondante et la porter vers l'orifice de l'oviducte » (*ibid.*). Les Décapodes mentionnés ci-dessus constituent les *Macrogastres normaux*, aux côtés desquels DUVERNOY (*ibid.*, p. 169) reconnaît les *Macrogastres anormaux* (= Macroures anormaux de LATREILLE = Anomoures Ptérygures de H. MILNE EDWARDS). Les Macrogastres anormaux se différencient par leur appareil copulateur, que nous ne décrirons pas ici. Ce que DUVERNOY désigne sous le nom de fausses pattes abdominales, ce sont évidemment les pléopodes sexuels.

Chez les *Brachygastres*, « les verges restent constamment hors du corps » ; l'ouverture mâle « est percée dans le côté interne et inférieur de la hanche de la dernière paire de pieds thoraciques, et très rarement dans une partie correspondante du sternum (les Gélasimes, les Ocypodes) » (DUVERNOY, 1853, p. 138). Les Brachygastres sont, en fait, l'équivalent de nos Brachyoures. DUVERNOY décrit et figure la première et la deuxième paire d'appendices copulateurs chez un certain nombre de Crabes. Il constate l'existence : de pl2 très courts « à base élargie en palette » prolongée par « une tige grêle, très arquée, dont l'extrémité est coupée en biseau et régulièrement concave (*Pilumnus*) » (*ibid.*, p. 153) ; de pl2 un peu plus développés (*Grapsus*) ; de pl2 plus longs que les pl1 (*Cancer*). La division en Cyclométopes et Catométopes est retenue. DUVERNOY s'intéresse à la morphologie des vulves : celle-ci est décrite et figurée chez quelques espèces (*Ocypode*, *Grapsus*) ; la présence d'un opercule est relevée dans certains cas.

DUVERNOY place à part les *Brachygastres anormaux* (= Brachyoures Notopodes de LATREILLE = Aptérures de H. MILNE EDWARDS) et décrit le complexe copulateur dans les genres *Dromia*, *Ranina* et *Homola*.

DUVERNOY conclut de ses recherches qu'aux habituels caractères tirés de l'organisation (organes de respiration et de locomotion), lesquels peuvent être différemment appréciés, il faut ajouter les *organes de la génération*.

Faisant suite à une courte note parue en 1874, l'ouvrage de BROCCHI (1875) sur les organes génitaux mâles internes et externes des Décapodes est mieux connu que les publications de DUVERNOY. A l'issue de ce travail, BROCCHI parvient aux mêmes conclusions que son prédécesseur : « On verra qu'à chaque grande division des Brachyures semble correspondre une forme spéciale dont il est ici question » (BROCCHI, 1875, p. 121).

MONOD sera l'un des premiers auteurs modernes à fonder une étude taxonomique principalement sur la structure des appendices sexuels et à inclure ce critère dans une clef de détermination : c'est pour l'identification des *Calappa* ouest-africains que MONOD (1928) fait appel aux caractéristiques du pl2. « Alors que les 1ers pléopodes sont, dans toutes les espèces du genre examinées par moi, d'un type sensiblement homomorphe, au contraire, les 2es présentent, suivant les espèces, des aspects très variés... » (MONOD, 1928, p. 111).

A l'intérieur du genre *Calappa* Weber, MONOD distingue trois « types « de pl2 :

a) « un stylet grêle, simple, sans articulation séparant une partie proximale d'une partie distale, s'amincissant régulièrement proximo-distalement et se terminant par un apex pointu, microscopiquement mousse ou très légèrement claviforme » [*Calappa hepatica* (Linné)] ;

b) un pl2 « distinctement divisé en deux parties séparées par une suture portant le plus souvent, à son bord interne, un tubercule spinifère » et avec une partie distale « courte, rectiligne ou sub-droite » (*Calappa rubroguttata* Herklots) ;

c) un pl2 où la partie distale est allongée, recourbée en crosse [*Calappa granulata* (Linné)] (*cf.* MONOD, 1928, p. 111).

En 1931 (p. 525-526), GORDON insiste sur l'importance des pléopodes en tant que critère taxonomique ; elle sera suivie par CHOPRA (1935, p. 465-466).

BALSS fera paraître en 1932 un article court mais fondamental, dans lequel deux grands types de pléopodes 2 sont reconnus chez les Brachyoures de la famille des Xanthidae à crêtes endostomiennes bien définies, complètes (Hyperomerista). Un pl2 long, cylindrique, avec un grand flagelle, parfois enroulé, le tout étant plus développé en longueur que le pl1, caractérise les Menippinae ; à ce type de pl2 correspond un pl1 trapu, à apex peu rétréci. Un pl2 très court et sigmoïde, à flagelle rudimentaire,

Source : MNHN, Paris

caractérise les Pilumninae ; dans cette sous-famille, le pl1 est plus étroit, effilé à l'extrémité et recourbé en crosse.

Dans une étude détaillée des Pilumninae, Balss (1933*c*) confirmera l'existence d'un type *pilumnien* de pl1 et de pl2.

En 1950 (1950*b*, p. 142-143), Tweedie fera remarquer que des Crabes non pourvus de crêtes endostomiennes complètes ont des pléopodes de type ménippien, par exemple les genres *Daira* de Haan et *Carpilius* Leach. Pour Tweedie, la distinction en Hyperolissa (crêtes endostomiennes absentes ou peu développées) et Hyperomerista (crêtes complètes) « is, in fact, a character of degree rather than of kind » et la classification devrait tenir compte en premier lieu de la nature du pl2. C'est pourquoi Tweedie rattache *Daira* et *Carpilius* aux Menippinae. Dans la classification établie par Balss en 1957, *Daira* et *Carpilius* seront pourtant maintenus dans les Xanthinae, en même temps que d'autres Crabes à pl2 très longs (*Platyxanthus* A. Milne Edwards) (*cf.* Balss, 1957, p. 1647-1650). Nous reviendrons ultérieurement sur ce point.

En appendice à sa faune des « Brachyura of the Iranian Gulf », Stephensen (1945) étudie les pléopodes sexuels dans l'ensemble des Crabes et fait clairement ressortir qu'il existe deux types fondamentaux de pl2 : un pléopode 2 long et filiforme, *plus long ou aussi long que le pl1* ; un pléopode 2 réduit, dépourvu de long flagelle et à extrémité tronquée, *plus court, généralement beaucoup plus court que le pl1*. Le deuxième type de pl2, en raison de sa brièveté, est plus rarement décrit dans la littérature ; il est pourtant le plus fréquent chez les Brachyoures.

Rappelons les groupes dans lesquels Stephensen (1945, p. 212-213 *et seq.*) relève un pl2 de longueur supérieure ou égale (grosso modo) à celle du pl1 : Dromiacea (incluant les Dromiidae et les Homolidae), Dorippidae, Calappidae, Raninidae, Cancridae, Xanthidae Menippinae et Xanthidae Carpiliinae, Goneplacidae *pro parte*, Potamonidae *pro parte*. Stephensen connaît un seul Leucosiidae doté d'un pl2 plus long que le pl1 : *Ebalia longimana* Ortmann, tous les autres Crabes de cette famille étant pourvus d'un pl2 très court. En ce qui concerne les Oxyrhyncha, Stephensen entrevoit la distinction entre les Majidae, à pl2 court, et les Parthenopidae, à pl2 de longueur variable. Enfin, Stephensen admet le type pilumnien découvert par Balss chez les Pilumninae.

Après la remarquable synthèse de Stephensen, les carcinologistes emploieront la morphologie des pléopodes sexuels de façon de plus en plus systématique. Des clefs seront bâties d'après ce seul critère, faisant intervenir à la fois les proportions relatives du pl2 et du pl1, la structure d'ensemble du pl1, l'ornementation de ce dernier, parfois très développée, et, enfin, la conformation du pl2, beaucoup moins variée.

C'est seulement ces dernières années que certains carcinologistes envisageront les rapports des premiers pléopodes sexuels avec les orifices femelles, à savoir les vulves. Après l'étude des diverses formes de vagins et de vulves (Hartnoll, 1968*a*), organes jusqu'alors négligés par les morphologistes comme par les systématiciens, puis après une compilation par le même auteur (Hartnoll, 1969) intitulée « Mating in the Brachyura », on doit s'interroger désormais sur le cas des Crabes, comme on l'a fait depuis longtemps chez les autres Arthropodes : qu'en est-il du dispositif *clef-serrure* que l'on peut imaginer de façon simpliste ? Hartnoll (1975*a*) analyse les structures copulatrices et, parallèlement, leur fonction chez les Brachyoures pourvus de spermathèques.

Dans presque tous nos travaux, dont la liste figure dans la bibliographie, nous avons fait largement appel à la morphologie des pléopodes sexuels mâles. Dans nos « Recherches préliminaires » (1967-1971), nous avons insisté sur le fait que, notamment chez les Goneplacidae, un type similaire de pléopodes 1 et 2 caractérisait les Crabes d'une même lignée : la morphologie des organes copulateurs permettrait donc de reconstituer des groupes naturels.

Après une description générale des structures qui composent l'armature génitale, nous les étudierons dans les divers groupes de Brachyoures.

Source : MNHN, Paris

II. DESCRIPTION GÉNÉRALE

Chez les Brachyoures, alors que l'abdomen femelle porte quatre paires de pléopodes biramés et sétifères sur les segments 2 à 5 (sauf chez les Dromiacés où il y a cinq paires de pléopodes), l'abdomen mâle possède seulement deux paires d'appendices, sur le premier et le deuxième segment.

Chez les jeunes mâles de Dromiidae, les pléopodes 3 à 5 sont encore présents, mais ils disparaissent ensuite (Ihle, 1913, p. 19 ; Balss, 1941, p. 177).

En fait, chez les Crabes, l'armature génitale mâle est une structure complexe, composée :

1) d'une paire de pénis, attachés au pourtour des orifices génitaux mâles qui percent la paroi coxale ou sternale ;

2) de deux paires de pattes abdominales modifiées, dépendant des premier et deuxième sternites de l'abdomen et appelées *pléopodes sexuels 1 et 2*. Le tout est généralement logé dans la cavité sterno-abdominale et protégé par l'abdomen.

Papille ou tube plus ou moins développé, plus ou moins rigide, cylindrique ou foliacé, glabre ou sétifère, le pénis est traversé par le canal éjaculateur qui débouche à son extrémité (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

L'organe véritable d'intromission est le pléopode 1, qui porte à son apex l'ouverture séminale. Le pénis pénètre dans sa base renflée, soit par l'unique entrée qu'il présente (Brachyoures péditrèmes), soit par une ouverture spéciale, le foramen proximal latéro-externe (Brachyoures sternitrèmes). Le pléopode 2 pénètre également à l'intérieur du pléopode 1, soit par la même ouverture que le pénis (péditrèmes), soit par une deuxième ouverture (sternitrèmes). Dans ce second cas, si le pl2 est court, il s'engage dans une ouverture particulière, le foramen proximal latéro-interne ; s'il est long, il s'insère tout le long de la rainure longitudinale et peut même dépasser en longueur le pl1. Le pl2 aurait pour rôle de pousser le sperme, déchargé par le canal éjaculateur à la base du pl1, jusqu'à l'extrémité de ce dernier.

Schématiquement, le pl1 est long, cylindrique, plus ou moins incurvé ou torsadé, et occupe en longueur une assez grande partie de la cavité sterno-abdominale. Le pl2 est le plus souvent très court, avec un apex extrêmement réduit ; mais, dans quelques familles, il est allongé, filiforme, avec un flagelle grêle, parfois enroulé en boucle et, donc, plus long que le pl1. Il existe très peu de cas où le pl2 est d'une longueur moyenne, intermédiaire : nous montrerons un peu plus loin l'intérêt de cette caractéristique.

III. DISPOSITION DES PLÉOPODES MÂLES CHEZ CERTAINS ASTACOURES

Généralement, chez les Brachyoures, chaque paire de pléopodes agit symétriquement et chaque paire de pl1 insémine directement la partie femelle correspondante, orifice de la spermathèque ou vulve, selon qu'il s'agit de péditrèmes ou de sternitrèmes.

Avant de décrire la morphologie des pléopodes sexuels, d'abord chez les péditrèmes puis chez les sternitrèmes, il convient de dire quelques mots de la structure des appendices copulateurs chez les Astacoures qui, comme les péditrèmes, possèdent des spermathèques.

Chez *Nephrops norvegicus* (Linné) (fig. 57, 59A, B), le premier et le second pléopode de chacun des deux côtés fonctionnent ensemble comme un système unique, transférant le sperme à la spermathèque impaire, médiane, de la femelle (*cf.* fig. 57). L'endopodite du pl1 offre une large ouverture mésiale dans laquelle s'engage l'appendix masculina du pl2 et que viennent clore les deux rames, endopodiale et exopodiale, du pl2 (fig. 59A). Quand toutes les parties sont en place (fig. 59B), l'orifice coxal de (p5) se trouve à la base du pl1. Les deux endopodites, à savoir celui du pl1 gauche et celui du pl1 droit, viennent s'apposer l'un contre l'autre et constituent une sorte de tube dans lequel l'appendix masculina de chaque pl2 pousse les spermatophores issus de l'orifice mâle. Alors que le pl2 a conservé la structure originelle biramée, le pl1 est réduit à un endopodite partiellement tubulaire, faisant suite à un protopodite.

Source : MNHN, Paris

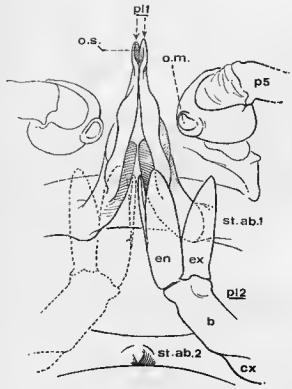


FIG. 57. — *Nephrops norvegicus* (Linné). Les deux paires de pléopodes mâles 1 et 2 *in situ*, fonctionnant comme un appareil unique. Position de la coxa des deux p5, avec l'orifice génital mâle. (Pilosité non représentée).
b, basis ; cx, coxa ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.m., orifice génital mâle ; o.s., orifice séminal ; pl1, pléopode sexuel 1 ; pl2, pléopode sexuel 2 ; p5, cinquième péréiopode ; st. ab. 1, premier sternite abdominal ; st. ab. 2, deuxième sternite abdominal.

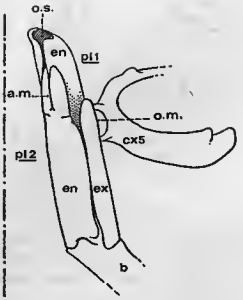


FIG. 58. — *Astacus astacus* (Linné). Pl1 et pl2 mâles d'un seul côté, dessinés *in situ*, le pl2 ou, plus précisément, son appendix masculina étant engagé à l'intérieur du pl1. Position de la coxa de p5, avec l'orifice génital mâle. (Pilosité non représentée).
a.m., appendix masculina ; b, basis ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.m., orifice génital mâle ; o.s., orifice séminal ; pl1, premier pléopode sexuel mâle ; pl2, deuxième pléopode sexuel mâle.

Source : MNHN, Paris

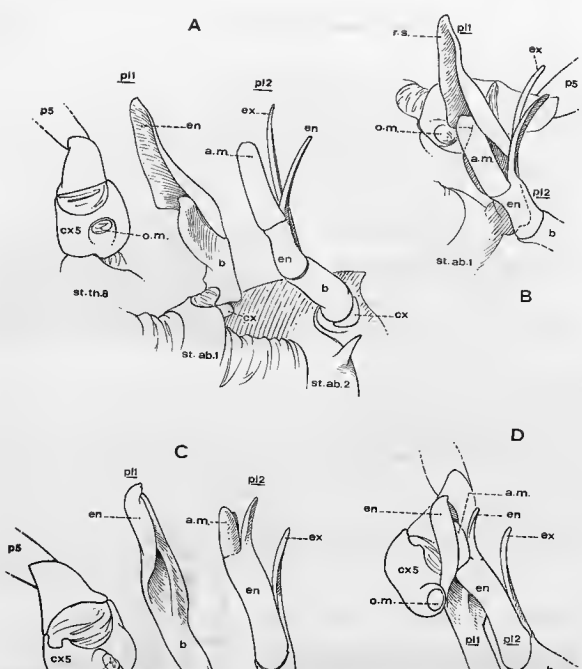


FIG. 59. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez *Nephrops norvegicus* (Linné) (fig. A-B) et chez *Astacus astacus* (Linné) (fig. C-D). (Pilosité non représentée).

A-B, *Nephrops norvegicus* ; C-D, *Astacus astacus*.

A, C, vue latérale interne (ou médiale) des pléopodes mâles 1 et 2 séparés, issus des sternites abdominaux 1 et 2 ; coxa de p5 en position de repos ; B, D, vue latérale interne des pl1 et pl2, le pl2, plus précisément l'appendix masculina, étant engagé dans le pl1, à savoir dans le semi-canal de l'endopodite ; mise en place de la coxa de p5, avec l'orifice mâle.

a.m., appendix masculino ; b, basis; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.m., orifice génital mâle ; pl1, premier pléopode mâle ; pl 2, deuxième pléopode mâle ; p5, cinquième périopode ; r.s., rainure séminale ; st. ab.1, premier sternite abdominal ; st. ab. 2, deuxième sternite abdominal ; st. th.8, huitième sternite thoracique.

Source : MNHN, Paris

Chez *Astacus astacus* (Linné) (fig. 58, 59C, D), le pl1 + le pl2 d'un côté doivent agir indépendamment du pl1 + pl2 de l'autre côté. Il y a deux orifices séminaux distincts, gauche et droit. Le pl1 est très modifié : à peine coudé, il se compose principalement d'un endopodite ouvert à la base, puis enroulé en un tube fermé tout le long de sa moitié distale et terminé par un orifice, l'orifice séminal (fig. 59C). Le pl2 s'écarte moins de l'appendice originel : il comporte un large endopodite, se terminant par un appendix masculina lamelleux qui vient s'insérer dans l'endopodite du pl1, de sorte qu'un canal complètement clos est constitué. La rame endopodiale et l'exopodite du pl2, également lamelleux, s'appuient contre le pl1 et assurent une fermeture plus complète (fig. 58). C'est à la base du canal ainsi réalisé que vient se placer l'orifice mâle (fig. 59D).

Nous allons voir que la morphologie rencontrée chez les Brachyoures péditrèmes est intermédiaire entre celle des Astacoures et celle des Brachyoures sternitrèmes. En effet, c'est seulement chez les Brachyoures « vrais » que le premier pléopode acquiert une forme complètement tubulaire avec les deux orifices proximaux, l'un pour l'entrée du pénis, l'autre pour l'insertion du pl2 ; ce dernier est un organe complètement modifié, dépourvu d'exopodite. Chez les péditrèmes, l'enroulement du pl1 est plus ou moins accentué et le pl2 possède une structure encore complexe. On constate chez les péditrèmes la tendance à l'acquisition d'un pl1 tubulaire, dépourvu de rame exopodiale, ainsi qu'à la réduction du pl2. Les deux appendices sont encore proches de l'appendice originel, avec coxa, basis, endopodite ; parfois, le pl2 conserve son exopodite (*Dynomene* : fig. 60E-F) ; ce dernier demeure également dans le genre *Homola* (*cf. infra*).

Chez les Brachyoures sternitrèmes, le plan structural est relativement uniforme, par perte du schéma primitif de l'appendice, notamment de la disposition biramée pour le pl2.

Le mode d'action de ces divers types de pléopodes est différent. Nous n'entrerons pas ici dans le détail des structures anatomiques internes.

IV. BRACHYOURES *S.L.* À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Dromiacea

Dromiidae

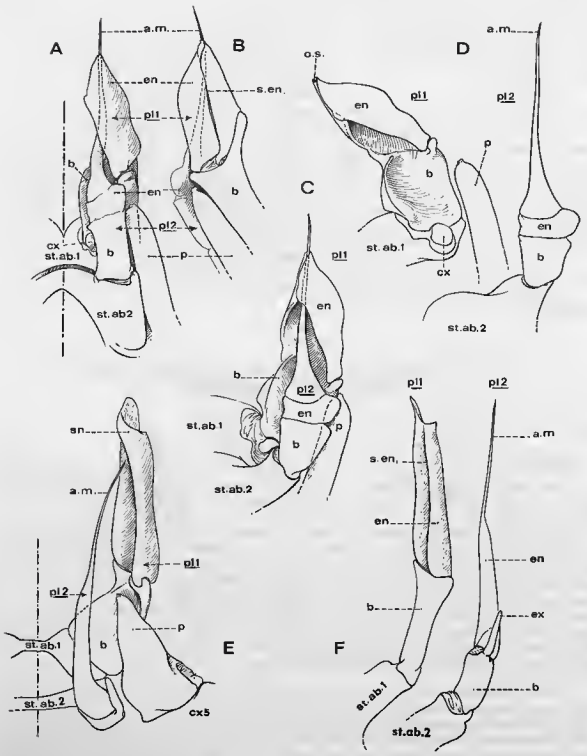
Chez tous les genres que nous avons examinés, *Dromia* Weber, *Dromidia* Stimpson, *Cryptodromia* Stimpson, *Sternodromia* Forest, la disposition est similaire (proportions, courbure et pilosité mises à part).

Du premier sternite abdominal, qui forme une plaque sclérifiée plus ou moins importante au travers du premier segment abdominal, s'élève la première paire de pléopodes. Le pl1 ♂, uniramé, est formé d'une coxa assez réduite, d'un basis étalé, juste un peu enroulé sur les côtés, et d'un endopodite ouvert dans sa moitié proximale, enroulé dans sa partie distale. Selon les genres et les espèces, le pl1 a une forme plus ou moins tubulaire, les deux bords se recouvrant plus ou moins dans la portion terminale de l'appendice. Chez *Dromia personata* (Linné) (fig. 60C, D), les deux bords viennent au contact l'un de l'autre seulement vers l'extrémité, qui sert d'orifice séminal. Chez *Dromia dehaani* Rathbun, l'un des bords recouvre complètement l'autre et toute la partie distale forme un cylindre clos, seulement ouvert à l'extrémité (*cf.* Kim, 1973, fig. 76C, D).

Nous allons décrire la disposition des pléopodes sexuels 1 et 2, ainsi que leur rapport avec le pénis, chez *Dromia personata* (Linné) (*cf.* fig. 60A-D).

L'endopodite du pl1 a une structure particulière. Sur toute la longueur de sa face sternale (ou plutôt coxo-sternale), il est parcouru par un sillon membraneux, assez large (fig. 60B, *s.en.*), qui constitue une zone de moindre résistance : une certaine mobilité des deux parties ainsi délimitées sur l'endopodite est manifeste à ce niveau. C'est pourquoi nous nous demandons si la clôture du canal séminal ne serait pas susceptible de variation, c'est-à-dire si elle ne peut pas devenir plus complète, par rappro-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

chement des bords de l'endopodite, au moment de la décharge du sperme. Par ailleurs, il y a une articulation très mobile entre le basis et l'endopodite : ce dernier peut s'infléchir fortement (fig. 60D). Des soies nombreuses garnissent le pl1, notamment les deux bords du « cornet » distal, et entourent l'orifice séminal.

Le pl2 est, au total, plus long que le pl1 (fig. 60A, B). Il prend naissance à partir du pont sclérifié qui s'élève ventralement au-dessus du deuxième segment abdominal et qui représente le deuxième sternite de l'abdomen (fig. 60D). L'appendice de la deuxième paire est uniramé et se compose de trois parties, homologables à un basis, à un endopodite et à un long stylet (appendix masculina) qui s'amincit dans la partie distale, laquelle est imperforée (*cf.* Hartnoll, 1975*a*, p. 660, fig. 1).

Lorsque le pl2 s'engage à l'intérieur du pl1, il insère la partie distale de son basis et son endopodite dans la partie ouverte, non enroulée, du pl1 ; l'appendix masculina, très effilé, pénètre dans la partie plus tubulaire du pl1 et dépasse de ce dernier au travers de l'orifice séminal (fig. 60A-C).

Lorsque les deux pléopodes sont en place, l'extrémité du pénis (*cf.* fig. 60D, *p*) vient se loger entre le basis du pl1 et l'endopodite du pl2 (fig. 60A-C) : le sperme doit se décharger à cet endroit et s'écouler dans la tubulure du pl1. Il n'y a donc pas un orifice spécial pour la pénétration du pénis à l'intérieur du pl1, ce qui s'explique aisément par le fait que la partie basale de ce dernier n'est pas enroulée. Le pénis peut bien remplir son rôle car, chez les Dromiidae, il est allongé et rigide (fig. 43A-B). En bref, une simple apposition du pénis semble suffisante, le sperme étant canalisé le long du pl1 par l'appendix masculina.

Les pléopodes sexuels mâles ont été figurés chez diverses espèces de *Dromia* atlantiques (*cf.* Monod, 1956, fig. 50, 51, 62, 70, 71) et indo-pacifiques (*cf.* Shen, 1931, fig. 4b), chez une *Dromia* du golfe Persique (*cf.* Stephensen, 1945, fig. 3A-B), et chez *Dromia dehaani* Rathbun (*cf.* Kim, 1973, fig. 73C, D) : la disposition est sensiblement la même, l'apex étant seulement parfois tronqué et les soies qui garnissent le pl1 étant plus ou moins abondantes ; l'appendix masculina est toujours très long et styliforme.

L'apex du pl1 est pointu chez la *Dromidiopsis cranioides* de Man représentée par Serène et *al.* (1973, fig. 14-15).

Gordon (1950) figure les pléopodes 1 et 2 chez deux espèces du genre *Cryptodromia* Stimpson, dont la morphologie est analogue à celle que nous venons de décrire : chez *C. gilesi* Alcock (Gordon, 1950, fig. 2D, E), le pl1 est moins robuste que chez *C. granulata* (Kossmann) (*ibid.*, fig. 2B, E) ; de plus, chez cette dernière espèce, l'apex est notablement incurvé, alors qu'il est à peu près rectiligne chez *C. gilesi*. Dans le genre *Cryptodromia*, Gordon signale un long appendix masculina, qui s'insère dans le pl1, et observe « a strongly chitinized book or ring, some distance down from the apex of pleopod 1, which keeps the needle-like terminal portion of pleopod 2 in position when the two are interlocked » (*ibid.*, p. 208). D'autres auteurs ont représenté les pléopodes sexuels dans le genre *Cryptodromia* : chez *C. hilgendorfi* de Man, l'appendix masculina semble plus court que le pl1 (*cf.* Campbell et Stephenson, 1970, fig. 3C) ; chez *C. areolata* Ihle, le pl1 s'amincit peu et n'est pas pointu à l'extrémité (*cf.* Serène et *al.*, 1973, fig. 5, 6) ; chez *C. tumida* Stimpson, le pl1 est terminé par une touffe sétifère très dense (*cf.* Ihle, 1913, fig. 16-17 ; Kim, 1973, fig. 78B, C) ; chez *C. microryx* Stebbing, les pl1 sont trapus et larges, les pl2 terminés par un stylet (*cf.* Stebbing, 1921, pl. 22).

Dans le genre *Pseudodromia* Stimpson, Gordon (1950) indique une structure similaire, l'endopodite du pl1 étant seulement plus ou moins allongé ou plus ou moins sétifère selon les espèces (*cf.* Gordon, 1950, p. 212,

---

Fig. 60. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux Dromiacea : un Dromiidae, *Dromia personata* (Linné) (fig. A-D) et un Dynomenidae, *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) (fig. E-F). (Pilosité non représentée).

A-D, *Dromia personata*. A, pl1 et pl2 *in situ*, le pl2, ou plutôt l'appendix masculina styliforme, étant engagé à l'intérieur de l'endopodite semi-ouvert du pl1 ; position du pénis ; B, vue latérale externe du pl1, permettant de voir le sillon longitudinal de l'endopodite (*s.en.*) ; C, vue latérale interne ou médiale, avec le pl2 inséré à l'intérieur du pl1, et mise en place (hypothétique) du pénis ; D, vue latérale interne, avec les deux pléopodes séparés et le pénis en position de repos.

E-F, *Dynomene hispida*. E, pl1 et pl2 *in situ*, l'appendix masculina du pl2 s'engageant dans le canal semi-ouvert du pl1 ; position de la coxa de p5, complètement modifiée et dont une partie correspond au pénis ; F, vue latérale interne, avec les deux pléopodes séparés.

a.m., *appendix masculina* ; *b*, *basis* ; *cx*, *coxa* ; *cx5*, *coxa de p5* ; *en*, *endopodite* ; *ex*, *exopodite* ; *o.s.*, *orifice séminal* ; *p*, *pénis* ; *pl1*, *premier pléopode mâle* ; *pl2*, *deuxième pléopode mâle* ; *p5*, *cinquième périopode* ; *s.en.*, *sillon longitudinal de l'endopodite* ; *st.ab.1*, *premier sternite abdominal* ; *st.ab. 2*, *deuxième sternite abdominal*.

Source : MNHN, Paris

fig. 8D, E, 9D : *P. murrayi* Gordon ; *cf.* Chhapgar, 1957, pl. 1, fig. 5 : *P. integrifrons* Henderson) ; l'appendix masculina est très développé et dépasse beaucoup du pl1, à l'intérieur duquel il peut s'engager.

Dans le genre *Dromidia* Stimpson, et plus précisément chez *D. antillensis* Stimpson (*cf.* Guinot, 1959, fig. 4a, 4b), le pl1 est court, large, garni de longues soies à l'apex.

Les appendices copulateurs d'*Hemisphaerodromia abellana* Barnard, figurés par Barnard (1950, fig. 3d, e), sont composés d'un pl1 à basis développé et d'un pl2 à appendix masculina trapu à la base, effilé à l'extrémité.

Dans le genre *Conchoecetes* Stimpson, plus particulièrement chez *C. andamanicus* Alcock (*cf.* Serène et *al.*, 1973, fig. 2-3), le pl1 possède un basis allongé, se prolongeant par un endopodite disposé obliquement ; le pl2 est aussi long que le pl1, l'appendix masculina étant fort développé. Dans le genre *Conchoecetes*, le pénis (*ibid.*, fig. 1) est un long tube saillant.

Les appendices copulateurs ont été figurés chez plusieurs espèces du genre *Petalomera* Stimpson. Le pl1 est court, trapu ; le pl2 a un appendix masculina généralement très filiforme dans sa moitié distale : *P. wilsoni* (Fulton et Grant) (*cf.* Dell, 1968*a*, fig. 5-7 ; Kim, 1973, fig. 80D) ; *P. kosugei* Takeda et Miyake (*cf.* Takeda et Miyake, 1972, fig. 1E, F) ; *P. japonica* (Henderson) (*cf.* Kim, 1973, fig. 81C) ; *P. granulata* Stimpson (*cf.* Kim, 1973, fig. 82A, D, E).

Dynomenidae

Nous décrivons et figurons la morphologie des pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards). Le pl1, qui s'élève à partir du premier sternite abdominal (*st. ab.1*), est un organe relativement étroit et allongé : le basis offre une nette convexité médiane ; l'endopodite est ouvert sur la plus grande partie de son étendue et s'enroule seulement un peu vers son extrémité (fig. 60E). Comme chez *Dromia personata*, l'endopodite porte un sillon (fig. 60F, *s.en.*) sur la face opposée à l'ouverture, et il existe une grande mobilité entre le basis et l'endopodite du pl1.

Le pl2, qui dépend du deuxième sternite abdominal (*st. ab.2*), est moins long que le pl1. Néanmoins, c'est un endopodite allongé et terminé par un appendix masculina styliforme qui fait suite à ce basis. L'appendice de la deuxième paire a conservé la structure originelle, biramée : l'exopodite est difficile à distinguer car il se tient presque accolé à la base de l'endopodite (fig. 60E-F, *ex*).

La coxa de p5 des *Dynomene* est complètement modifiée : de forme triangulaire, elle se continue par une portion qui doit être homologuée au pénis ; seule l'extrémité présente une paroi molle, transparente (fig. 43C). Elle vient se placer à peu près au niveau du basis du pl1, pas très loin de la gouttière endopodiale ouverte (fig. 60E). Comme chez les Dromiidae, le pl2 engage son appendix masculina dans cette gouttière et il n'y a pas d'autre ouverture pour l'injection du sperme.

Le pl1 et le pl2 de *Dynomene filholi* Bouvier ont été figurés par Monod (1956, fig. 84-88) : l'endopodite du pl1 semble non refermé sur une grande partie de son étendue ; l'appendix masculina, d'abord relativement large, s'amincit distalement. Le premier pléopode mâle de *Dynomene pilumnoides* Alcock est figuré par Stebbing (1921, pl. 14 : sous le nom de *Maxillothrix actaeiformis* Stebbing).

Homoloidea

La première paire de pléopodes naît à partir d'un pont calcifié, large et allongé, correspondant au premier sternite abdominal (fig. 61D-E : *st. ab.1*).

Le pl1 est relativement court et plutôt trapu. Il se compose d'une coxa courte, d'un basis plus allongé et d'un endopodite dont les deux bords sont jointifs, tout au moins chez *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. 61D). Le pl1 a donc l'aspect d'un tube ouvert à la base, clos sur toute son étendue et portant un orifice à son extrémité (fig. 61D-E : *o.s.*).

La paire de pl2 est issue d'un pont sclérifié traversant le deuxième segment abdominal et correspondant au deuxième sternite abdominal (*st. ab.2*). Le pl2, composé d'une coxa et d'un endopodite bien développé, est plus court, dans son ensemble, que le pl1. L'endopodite, imperforé à l'extrémité, est large, absolument pas styliforme : il ne dépasse pas du pl1 (fig. 61D-E).

Dans le genre *Homola* Leach, l'endopodite du pl2 a une avancée latéro-distale très marquée, que Balss (1941, p. 176, fig. 245) et Hartnoll (1975*a*, p. 660, fig. 2D) homologuent à un exopodite

Source : MNHN, Paris

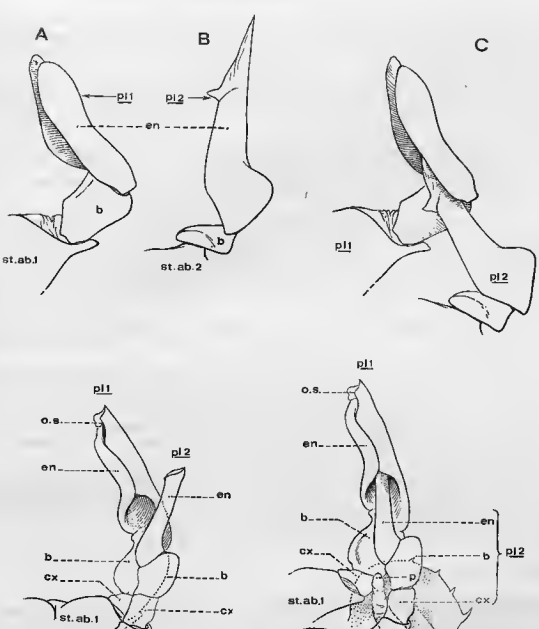


Fig. 61. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux Brachyoures péditrèmes : un Tymolidae, *Cymopolus asper* A. Milne Edwards (fig. A-C) ; un Homoloidea, *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. D-E). (Pilosité non représentée).

A-C, *Cymopolus asper*. A, B, pl1 et pl2 séparés, issus des deux premiers sternites abdominaux ; C, pl2 inséré à l'intérieur de l'ouverture endopodiale du pl1. On constatera l'aspect trapu, foliacé du pl1 ; le pl2 est en forme de sole.

D-E, *Paromola cuvieri*. D, pl1 et pl2 *in situ*, séparés, issus des deux premiers sternites abdominaux ; E, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur du pl1 ; mise en place du pénis. On constatera l'aspect tubulaire du pl1, la forme en cylindre tronqué du pl2.

b, basis ; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.s., orifice séminal ; p, pénis ; pl1, premier pléopode mâle ; pl2, deuxième pléopode mâle ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st.ab.2, deuxième sternite abdominal.

Source : MNHN, Paris

vestigial. En fait, A. Milne Edwards et Bouvier (1902, p. 26, pl. 6, fig. 3, 5) ont déjà montré que l'exopodite, proéminent chez le mâle immature, se réduisait chez le mâle adulte. On peut également homologuer la saillie distale du basis de la *Paromola cuvieri* de grande taille que nous figurons (fig. 61D) à un exopodite vestigial.

Chez les Homoloidea, à la base du pl1 il n'y a pas d'orifice particulier pour l'insertion du pénis, lequel est une papille assez courte (fig. 43D). En position de repos, l'extrémité du pénis se trouve assez loin de la rainure séminale qui porte une large ouverture, dans laquelle pénètre très aisément le pl2 (fig. 61E, *p* et *pl2*).

La disposition est sensiblement la même dans les genres *Homologenus* Hendreson et *Latreillia* Roux : l'apex du pl1 semble plus effilé et se prolonge par une longue touffe sétifère. Le pl2 a sensiblement la forme rencontrée dans les genres *Homola* Leach et *Paromola* Wood-Mason. Chez *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) (fig. 43E), le pénis est relativement allongé.

Divers auteurs ont donné des illustrations des appendices copulateurs chez les Homoloidea. Le pl2 est relativement court et toujours tronqué dans le genre *Homola* Leach : *H. barbata* (Herbst) (*cf.* Gordon, 1950, fig. 26B, B1, C, D) ; *H. alcocki* Stebbing (*cf.* Sakai, 1961, fig. 4b : pl2) ; *H. acutispina* Sakai (*cf.* Sakai, 1961, fig. 4a : pl2) ; *H. orientalis* Henderson (*cf.* Serène et *al.*, 1973, fig. 20, 21).

Dans le genre *Paromola* Wood-Mason, le pl2 est également tronqué : *P. cuvieri* (Risso) (*cf.* Sankarankutty, 1968, fig. 1A-D) ; *P. spinimanus* Griffin (*cf.* Griffin, 1965, fig. 1-4) ; *P. alcocki faughni* Serène et *al.* (*cf.* Serène et *al.*, 1973, fig. 36, 37).

Dans le genre *Latreillia* Roux, le pl1 est effilé à l'extrémité : *L. phalangium* de Haan (*cf.* Kim, 1966, fig. 2 ; 1973, fig. 83C), ou terminé par un lobe grêle, garni d'une touffe subapicale de soies : *L. valida* de Haan (*cf.* Gordon, 1950, fig. 22B ; Kim, 1973, fig. 84E ; Serène et *al.*, 1973, fig. 51-53).

Le genre *Latreillopsis* Henderson a un pl1 fortement incurvé à l'apex ; un pl2 tronqué : *L. petterdi* Grant (*cf.* Takeda et Miyake, 1969c, fig. 1b, e) ; *L. major* Kubo (*cf.* Kubo, 1936, pl. 17, fig. F).

Dans le genre *Paromolopsis* Wood-Mason, Serène et *al.* (1973, fig. 40-41) ont figuré les pléopodes de *P. boasi* Wood-Mason : le pl1 est long, grêle et contourné ; le pl2 est tronqué.

Le genre *Homologenus* Henderson possède un pl1 avec apex un peu incurvé (*H. braueri* Doflein : *cf.* Gordon, 1950, fig. 12C) ou rétréci (*H. malayensis* Ihle : *cf.* Ihle, 1913, fig. 37) ; un pl2 rectiligne, tronqué à l'extrémité (*braueri* : Gordon, *ibid.*, fig. 12D ; *malayensis* : Ihle, *ibid.*, fig. 38).

Dans le genre *Hypsophrys* Wood-Mason, les pléopodes mâles sont connus chez une seule espèce : *H. noar* Williams : ils sont tous deux « large and conspicuous » ; le pl1 est « diverging tangentially distolateral from articulation as stout, flattened plate [...] and rolled into tube progressively flattened distally » ; le pl2 est « formed into thick nearly cylindrical plunger terminating in asymmetrical flared, truncate head tilted mesially » (*cf.* Williams, 1974*b*, p. 489-490, fig. 10-12).

Raninoidea ou Gymnopleura

Le premier segment abdominal porte une longue expansion sclérifiée médiane (sternite abdominal 1) d'où s'élèvent les deux pl1. Le deuxième segment abdominal porte deux sclérites moins développés (sternite abdominal 2) d'où s'élèvent les deux pl2 (*cf.* fig. 62B-D, F).

Les deux pl1 sont rapprochés l'un de l'autre (fig. 62A). Ils se composent d'une coxa, d'un basis et d'un endopodite.

L'endopodite du pl1 est parfois complètement cylindrique, tubulaire, terminé par une ouverture séminale soit simple : *Notosceles* Bourne, soit entourée de pointes : *Raninoides* H. Milne Edwards, ou terminée par des lobes contournés : *Ranina* Lamarck (fig. 62A, C, D). A cette disposition correspond généralement un pl2 court, moins long que le pl1, formé d'un basis et d'un endopodite assez trapu (fig. 62D). Le prolongement de l'endopodite, c'est-à-dire l'appendix masculina, se présente diversement : sous une forme sigmoïde (*Ranina*, *Notosceles*) ou sous une forme cylindrique jusqu'à devenir un stylet plus ou moins allongé (*Raninoides*, *Cyrtorhina*), pas assez long toutefois pour dépasser de l'orifice séminal du pl1.

Dans d'autres genres, le pl1 est large, trapu, plutôt court, d'aspect presque foliacé : *Cosmonotus* Adams et White, *Ranilia* H. Milne Edwards (fig. 62E-H). Dans ce cas, le pl2, lui-même non filiforme

Source : MNHN, Paris

(fig. 62H), est presque aussi long que le pl1 (fig. 62G) : le basis est allongé ; l'appendix masculina, relativement large, non grêle, se distingue de l'endopodite par son aspect sclérifié et par sa courbure différente (fig. 62G, *a.m.*).

Le pl2 est fréquemment observé inséré à l'intérieur du pl1 (fig. 62A, C, E, G). Le pénis est un prolongement de la coxa, une partie molle, tubulaire, faisant directement suite à la partie indurée, sans délimitation apparente : *Ranina* (fig. 44, 62A-B, *p*) ou avec une séparation nette : *Raninoides* (fig. 43F). L'extrémité du pénis se place à la base de l'ouverture endopodiale chez *Ranilia* (fig. 62E), comme chez *Ranina* (fig. 62A-B).

Dans le chapitre IV (p. 127-129), nous avons indiqué que les pléopodes des Raninidae, loin d'être inclus dans la cavité sterno-abdominale, demeuraient en grande partie à découvert, en avant du court abdomen. C'est seulement dans le genre *Lyreidus* de Haan, où l'abdomen s'applique complètement contre la paroi sternale et y est maintenu grâce à un dispositif spécial (*cf.* pl. 22, fig. 6, 7), que les pléopodes sont complètement protégés.

Gordon (1966, p. 348-350, fig. 4A-C) donne des indications sur les organes copulateurs chez les Raninidae. Pour cet auteur, une caractéristique importante est que les « proximal segments are fused and extend far backwards over the second and third somites ; their free distal strongly calcified parts project at right angles from the fused bases » (Gordon, *ibid.*, p. 349). Le pl1 de *Notopoides latus* Henderson est allongé, coudé vers son milieu, avec des lobes apicaux ; le pl2 est court, sigmoïde ; une forte projection pénienne prolonge la coxa de p5. Gordon (*ibid.*, p. 350) explique que « though the distal parts are separate, they are so closely apposed that their apices are in contact medially. Thus they can easily enter the large single spermathecal pit of the female ».

Chez les Raninoidea, les pl1 fonctionnent sans doute apposés l'un contre l'autre [sans que la réunion soit nécessairement aussi complète que chez *Ranina ranina* (Linné) : *cf.* fig. 62A-D], ce qui s'explique par le fait qu'il n'y a qu'un seul orifice sternal médian, donc apparemment une seule spermathèque ; il existe cependant deux orifices séminaux, ce qui indiquerait une fécondation par les deux pléopodes séparément. En revanche, le genre *Lyreidus* possède deux spermathèques distinctes.

Serène et Umali (1972) séparent les Raninidae d'après divers caractères, notamment ceux des pléopodes sexuels mâles. La sous-famille des Notopinae qui inclut les genres *Notopus* de Haan, *Cosmonotus* Adams et White et *Ranilia*, est caractérisée par « pleopod 2 in male with long chitinous apical process distally exceeding a little the somewhat foliaceous tip of pleopod 1 » (*cf.* Serène et Umali, *loc. cit.*, p. 29-31). Dans la sous-famille des Raninae, le pl2 est « regularly tapering towards its tip and with an elongated tapering shaft, shorter than pleopod 1 » (*ibid.*, p. 34) : cette disposition qui, à certains égards, rappelle les pléopodes des vrais Brachyoures, caractérise les genres *Ranina* Lamarck, *Lyreidus* de Haan, *Notopoides* Henderson, *Raninoides* H. Milne Edwards, *Notosceles* Bourne, *Symethis* Weber, *Cyrtorhina* Monod.

Les pléopodes des Raninidae figurés dans la littérature nous montrent les deux types de pl1 et les deux types de pl2 que l'on rencontre dans ce groupe.

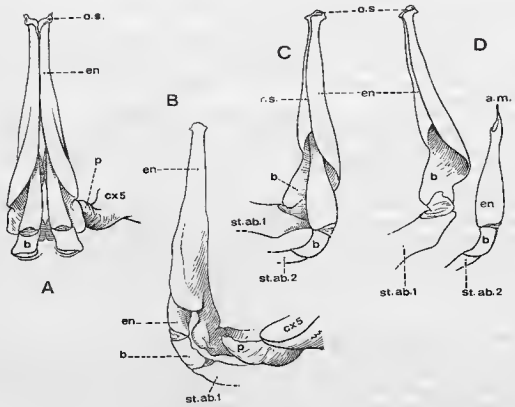
Genre *Ranina* Lamarck. Pl1 long, cylindrique et tubulaire avec un apex contourné : *R. ranina* (Linné) (*cf.* Barnard, 1950, fig. 75c, d ; Tyndale-Biscoe et George, 1962, fig. 8_2 ; Kim, 1973, fig. 74E).

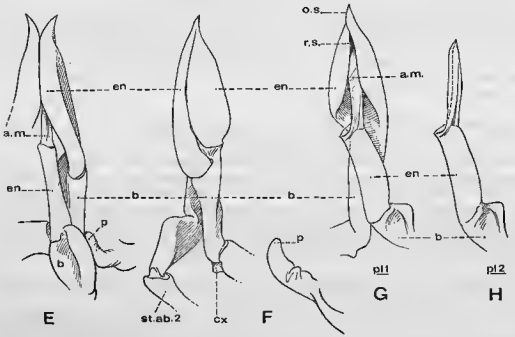
Genre *Raninoides* H. Milne Edwards. Pl1 long, étroit, tubulaire, avec des pointes apicales dissymétriques ; pl2 allongé, terminé par un stylet plus ou moins allongé : *R. bouvieri* Capart (*cf.* Monod, 1956, fig. 33-34) ; *R. serratifrons* Henderson (*cf.* Barnard, 1950, fig. 75g) ; *R. benedicti* Rathbun (*cf.* Guinot, 1959, fig. 3a-c ; Knight, 1968, pl. 4, fig. a, d) ; *R. laevis* (Latreille) (*cf.* Guinot, 1959, fig. 2a, h ; Knight, 1968, pl. 4) ; *R. personatus* Henderson (*cf.* Serène et Umali, 1972, fig. 12-14) ; *R. hendersoni* Chopra (*cf.* Serène et Umali, 1972, fig. 20-22).

Genre *Cyrtorhina* Monod. Pl1 allongé, tubulaire ; pl2 dans l'ensemble spatuliforme mais se prolongeant par un stylet : *C. granulosa* Monod (*cf.* Monod, 1956, fig. 30-31).

Genre *Notosceles* Bourne. Pl1 allongé, complètement tubulaire, soit avec une ouverture séminale simple, terminale, et avec une épine subapicale : *N. viaderi* Ward (*cf.* Crosnier, 1976, fig. 6f-h) ; soit avec un apex compliqué, armé d'une forte pointe ; pl2 assez allongé, un peu spatulé à l'extrémité, laquelle est incurvée et effilée : *N. chimmonis* Bourne (*cf.* Serène et Umali, 1972, fig. 28-30).

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

Genre *Lyreidus* de Haan. Pl1 avec un long basis et un endopodite incurvé, muni d'un lobe subapical très marqué et d'une ouverture séminale terminale (à contrôler) ; pl2 de forme spatulée, seulement un peu effilé à l'apex : *L. tridentatus* de Haan (*cf.* Sakai, 1937, fig. 39a, a' ; Griffin, 1970*a*, fig. 8a, b) ; *L. integra* Terazaki (*cf.* Kim, 1973, fig. 75C, E) ; *L. stenops* Wood-Mason (*cf.* Griffin, 1970*a*, fig. 8d) ; *L. channeri* Wood-Mason (*cf.* Griffin, 1970*a*, fig. 8e) ; *L. brevifrons* Sakai (*cf.* Sakai, 1937, fig. 42b ; Griffin, 1970*a*, fig. 8c) ; *L. politus* Parisi (*cf.* Sakai, 1937, fig. 43).

Genre *Cosmonotus* Adams et White. Pl1 large, plutôt trapu, non tubulaire, avec les bords jointifs sur une faible étendue (à contrôler) ; pl2 cylindrique, avec appendix masculina non styliforme, plus ou moins long et incurvé : *C. grayi* Adams et White (*cf.* Barnard, 1950, fig. 75i ; Tyndale-Biscoe et George, 1962, fig. 8_1 ; Takeda et Miyake, 1970, fig. 3C, D) ; *C. genkaiae* Takeda et Miyake (*cf.* Takeda et Miyake, 1970, fig. 3A, B).

Genre *Ranilia* H. Milne Edwards (= *Notopus* de Haan). Pl1 large et trapu, à base élargie et bords jointifs seulement dans la partie distale ou à peine jointifs (à contrôler) : *R. ovalis* (Henderson) (*cf.* Tyndale-Biscoe et George, 1962, fig. 8_2) ; *R. dorsipes* (Linné) (*cf.* Tyndale-Biscoe et George, 1962, fig. 8_4) ; *R. orientalis* Sakai (*cf.* Serène et Umali, 1972, fig. 5-6).

Autres Brachyoures Podotrèmes

Homolodromiidae

Chez *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards, seule espèce de cette famille que nous ayons examinée, la disposition présente certaines ressemblances avec celle des Dromiidae et des Dynomenidae.

Les deux pléopodes, surtout le premier, sont forts. Le pl1 a un basis assez développé, un endopodite trapu et semi-tubulaire (fig. 63A). La partie proximale du pl2 se moule en quelque sorte sur le pl1 : l'endopodite du pl2 se loge dans l'ouverture du pl1 (fig. 63A-B). Dans l'entrée de cette cavité s'insère aussi l'extrémité du pénis (fig. 43G) qui, comme chez les Dromiacea, ne pénètre pas par un véritable orifice mais doit venir se placer entre les surfaces apposées du pl1 et du pl2 (fig. 63A). L'endopodite du pl2 (fig. 63C) s'engage dans la demi-gorge de l'endopodite du pl1 : cet endopodite est composé d'une base élargie puis d'une partie allongée plus grêle, que prolonge une soie, malheureusement cassée sur les deux pl2 du seul mâle en notre possession.

Les deux pl1 s'incurvent de telle façon que les deux extrémités apicales se touchent, comme si une seule sortie se formait pour l'écoulement du sperme. Toutefois, lorsque l'on regarde la femelle de *Dicranodromia*, on voit que l'orifice de chaque spermathèque est assez éloigné de son symétrique. Donc, chaque paire de pléopodes doit agir séparément.

Dans le deuxième genre que comprend cette famille, *Homolodromia* A. Milne Edwards, plus précisément chez *Homolodromia paradoxa* A. Milne Edwards, les pléopodes sexuels 1 et 2 ont été décrits

---

Fig. 62. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux genres de Raninoidea (Gymnopleura) : *Ranina ranina* (Linné) (fig. A-D) et *Ranilia atlantica* (Studer) (fig. E-H). (Pilosité non représentée).

A-D, *Ranina ranina*. A, pl1 de la même paire *in situ*, apposés l'un contre l'autre, avec chaque pl2 inséré dans le pl1 correspondant ; mise en place du pénis ; B, pl1, vue latérale externe ; pénis en place ; C, pl1, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur de l'endopodite tubulaire ; D, pl1 et pl2 séparés, issus des sternites abdominaux 1 et 2.

E-H, *Ranilia atlantica*. E, pl1 de la même paire *in situ*, apposés l'un contre l'autre ; pl2 inséré à l'intérieur du pl1 ; mise en place du pénis ; F, pl1, vue latérale externe ; pénis en place ; G, pl1, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur de l'ouverture endopodiale du pl1 ; H, pl2 séparé, avec son endopodite terminé par un stylet court.

On observera la différence de forme à la fois du pl1 et du pl2 dans les deux genres. Chez *Ranina*, le pl1 est allongé et tubulaire ; le pl2, plutôt court, non styliforme. Chez *Ranilia*, le pl1 est trapu, avec un endopodite large, foliacé ; le pl2 est allongé, cylindrique, terminé par un stylet.

a.m., appendix masculina ; b, basis ; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.s., orifice séminal ; p, pénis ; pl1, premier pléopode mâle ; pl2, deuxième pléopode mâle ; r.s., rainure séminale ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st. ab.2, deuxième sternite abdominal.

Source : MNHN, Paris

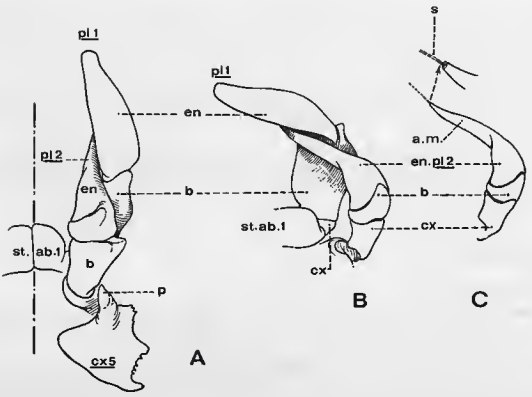


FIG. 63. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez un Brachyoure péditrème Homolodromiidae : *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards. A, pl1 et pl2, le pl2 à l'intérieur du pl1 ; coxa de p5, avec le pénis en position de repos. B, pl1 et pl2 vus par la face interne, l'appendix masculina étant engagé dans l'ouverture endopodiale ; mise en place hypothétique du pénis. C, pl2 séparé, avec son appendix masculina stylliforme, terminé par une soie (cassée sur notre spécimen) ; au-dessus, détail de l'apex de l'appendix masculina et de sa soie terminale.
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

et figurés par A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902, p. 11-14, pl. 1, fig. 12-13 : « fausses pattes sexuelles »). Les deux appendices sont uniramés. L'endopodite du pl1, « tronqué à l'avant », présente une convexité subapicale. Le pl2 paraît notablement allongé et se termine « par un long prolongement sétiforme » (*ibid.*, p. 13-14), que nous homologuons à l'appendix masculina des autres péditrèmes. Au regard de cette description, il convient de beaucoup prolonger la soie représentée interrompue sur notre figure (fig. 63C), effectivement cassée comme nous le pensions.

TYMOLIDAE

Les pléopodes sexuels 1 et 2 sont relativement développés par rapport à la taille de l'animal. Le pl2 est presque de même épaisseur que le pl1. A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902, p. 78) avaient déjà noté que « les deux paires d'appendices sont forts », pas au point toutefois d'atteindre l'extrémité de l'abdomen.

Dans le genre *Cymopolus* A. Milne Edwards, plus précisément chez *C. asper* A. Milne Edwards, le pl1 est formé d'un basis et d'un endopodite large, d'aspect foliacé, semi-enroulé (fig. 61A). Le pl2 (fig. 61B) comporte un basis et un endopodite épais, en forme de sole, sans appendix masculina styliforme : l'apex apparaît tronqué et l'ensemble a une forme qui rappelle celle des Brachyoures sternitrèmes à pl2 très court, sigmoïde (*cf.* pl. 66D).

Source : MNHN, Paris

Le pl2 s'engage dans l'ouverture du pl1 et doit pousser le sperme à l'intérieur de celui-ci jusqu'à son extrémité (fig. 61C).

Dans le genre *Cymopolus*, le pénis est une papille très courte, qui émerge du condyle articulaire de la coxa de p5 (fig. 43G).

Dans le genre *Cymonomus* A. Milne Edwards, la disposition est sensiblement la même : l'endopodite du pl2, obliquement tronqué, a la forme d'une sole, laquelle épouse, en quelque sorte, la forme de l'endopodite du pl1. Cependant, dans ce genre, le pénis est différent : il sort d'un tubercule placé latéralement par rapport à la coxa et qui fait suite au condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Du tubercule coxal sort un pénis assez long (fig. 43I, *t.c.* et *p.*). La coxa, tout comme le reste de p5, est réduite.

Gordon (1963, p. 52-54, fig. 11) signale que, dans les genres *Cymopolus* et *Tymolus* Stimpson, un processus pénien saille sur la coxa de p5 ; l'endopodite du pl1 est « a hollow, folded, leaf-like structure ; and pleopod 2 is large in both » ; en revanche, les deux genres diffèrent par leur pl2, l'apex de l'endopodite étant styliforme chez *Tymolus*, « like the sole of a boot » chez *Cymonomus*. Pour Gordon, cette différence justifie la séparation, déjà envisagée par Iele (1916, p. 154), des Tymolinae en deux tribus : les Cymonomae et les Tymolae.

La terminaison du pl2 sous forme d'un stylet chez *Tymolus* est hypothétiquement considérée par Gordon (*ibid.*) comme une « hypodermic needle », qui pénètrerait dans la spermathèque et y déverserait le fluide séminal ; chez *Cymonomus*, le pl2 agirait comme un piston, « the sole pushing aside the spindle-like flap to place a spermatophore in the spermathecal pocket ». Nous n'avons pas examiné de spécimens du genre *Tymolus* mais, si nous nous référons aux autres Brachyoures péditrèmes dont le pl2 est styliforme (*Dromia* ; certains Raninidae), nous voyons que l'appendix masculina est imperforé à son extrémité et ne doit jamais contenir le liquide spermatique. Le rôle du pl2 est certainement le même, que son extrémité soit styliforme ou spatulée.

Hartnoll (1975*a*, p. 660, fig. 3A-B) a figuré le pl1 et le pl2 chez *Cymonomus granulatus* Norman : ceux-ci rappellent beaucoup ceux de *Cymopolus asper* (fig. 61A-C). Notre interprétation est conforme à la sienne en ce qui concerne la fonction du pl2.

Chez *Cymonomus trifurcus* Stebbing, Stebbing (1920, pl. 20) et Barnard (1950, fig. 74e, f) figurent un pl1, avec un endopodite dont les bords ne sont pas jointifs, et un pl2 en forme de sole. La disposition des pl1 et pl2 est similaire chez *C. bathamae* Dell (*cf.* Dell, 1971, fig. 6-7).

Alors que Gordon (1963, fig. 11) figure chez *Tymolus japonicus* Stimpson un appendix masculina styliforme et serrulé vers l'apex, Kim (1973, fig. 86 C, D) représente chez la même espèce un pl2 à extrémité spatulée ; nous nous expliquons difficilement cette discordance car le pl1 dessiné par Kim est analogue à celui publié par Gordon.

Dans le genre *Corycodus* H. Milne Edwards, plus précisément chez *C. disjunctipes* (Stebbing), le pl1 est élargi, à peine aminci vers l'apex ; le pl2 est spatulé comme chez *Cymonomus* (*cf.* Barnard, 1950, fig. 74h, i).

Dans le genre *Paratymolus* Miers, Sankaranekutty (1966, fig. 24) figure un pl1 à endopodite complètement coudé chez *P. hastatus* Alcock. Barnard (1955, fig. 2) publie pour *P. pubescens* Miers une vue sternale de l'abdomen, avec une paire de pl1 incurvés et une paire de pl2 dont la base est élargie, la portion médiane amincie, l'apex un peu renflé.

Le genre *Xeinostoma* Stebbing, plus précisément *X. eucheir* Stebbing, a un pl1 relativement allongé et rectiligne, à peine rétréci apicalement, et un pl2 dans l'ensemble trapu et spatuliforme mais à extrémité filiforme, prolongée par un stylet (*cf.* Barnard, 1950, fig. 74k, l ; Sakai, 1971, fig. 1b, c). Le pl2 du genre *Xeinostoma* semble faire le passage entre le pl2 styliforme du genre *Tymolus* et le pl2 spatuliforme des genres *Cymonomus* et *Corycodus*.

Source : MNHN, Paris

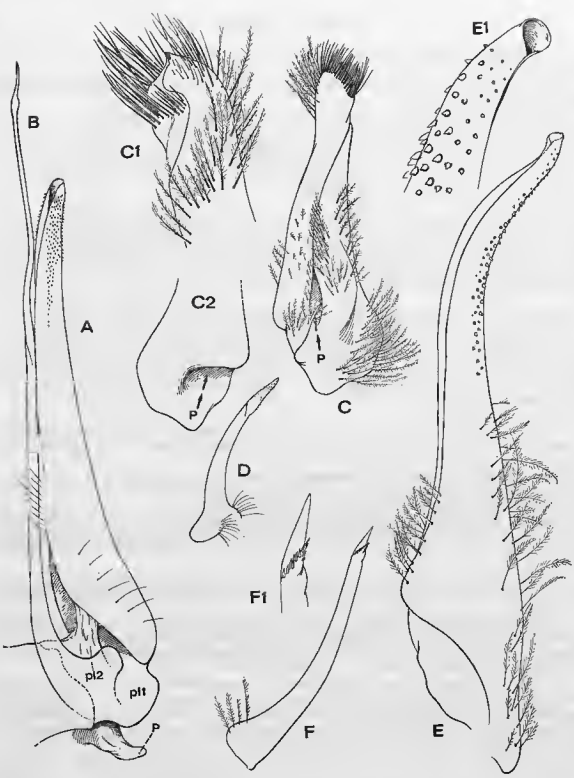


FIG. 64 A-F. — **Pléopodes sexuels 1 et 2 chez divers Corystoïdes (*sensu* Bouvier, 1942) ou Corystidae (*sensu* Balss, 1957).** A, B, *Pseudocorystes sicarius* (Poeppig) (= *P. armatus* H. Milne Edwards), ♂ 42,5 × 37 mm, Chili, Valparaiso, Ponter coll. 1910 et det., Bouvier vérif. (MP) : pléopodes sexuels 1 (A) et 2 (B) *in situ*, le pl2 étant engagé à l'intérieur du pl1 (× 15). C, C1, C2, D, *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (= *Corystes dentatus* Heller), ♂ 33 × 25 mm, Golfe de Gascogne (MP) : C, pl1 (× 15) ; C1, *id.*, extrémité (× 30) ; C2, base du pl1, autre face (× 15) ; D, pl2 (× 15). E, E1, F, F1, *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 19,2 × 16 mm, Atlantique Sud, st. 105, 20-1-1949, Capart det. (MP) : E, pl1 (× 30) ; E1, *id.*, extrémité (× 90) ; F, pl2 (× 30) ; F1, apex du pl2 (× 85).

Les flèches indiquent l'orifice du pl1 par où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.

Source : MNHN, Paris

V. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez les Brachyoures sternitrèmes, la première paire de pléopodes sexuels mâles insémine non pas une spermathèque, paire ou impaire, mais une paire de vulves (*cf.* le chap. v, p. 171-172, fig. 38). Par ailleurs, les pléopodes de chaque côté ne se réunissent pas médialement pour former un organe impair, comme chez *Nephrops* par exemple (fig. 57), mais agissent séparément, de façon symétrique : ils déposent le sperme dans deux vulves distinctes et non pas dans des spermathèques. Chez les sternitrèmes, les deux paires de pléopodes sont, normalement, enfermées dans la cavité sterno-abdominale, dont nous avons montré qu'elle constitue une novation évolutive des Brachyoures (*cf.* chapitre IV). Enfin, autre acquisition des Crabes sternitrèmes, les deux pléopodes perdent les caractères de l'appendice primitif : le pl1 devient complètement tubulaire, avec un orifice terminal ou subterminal (orifice séminal) et avec deux orifices proximaux, l'un pour l'insertion du pénis (foramen proximal externe), l'autre pour l'insertion du pl2 (foramen proximal interne). Ainsi, la transformation du premier pléopode en une gouttière cylindrique, fermée sur la plus grande partie de sa longueur — déjà esquissée chez certains péditrèmes —, se réalise complètement chez les sternitrèmes.

Le deuxième pléopode mâle des sternitrèmes est toujours dépourvu d'exopodite ; certains articles, encore présents chez les péditrèmes, avortent : la morphologie du pl2 se simplifie.

Le premier pléopode mâle montre un plan général uniforme, hormis des différences dans la taille, la courbure, la calcification, l'ornementation, et dans la sclérification de l'apex. L'ornementation est extrêmement variée, surtout dans certains groupes.

Les Polydectinae, sous-famille de Crabes Xanthidae que nous avons récemment révisée (Guinot, 1976), nous montrent un bon exemple de la communauté du plan de structure du premier pléopode mâle : cf. *Polydectus cupulifer* (Latreille) (fig. 67 A-C) ; *Lybia tessellata* (Latreille) (fig. 68 E-G) ; *L. edmondsoni* Takeda et Miyake (fig. 68 I-J) ; *L. hatagumoana* Sakai (fig. 68K) ; *L. plumosa* Barnard (fig. 69 A-B, D) ; *L. leptochelis* (Zehntner) (fig. 69 E-F) ; *L. denticulata* Nobili (fig. 69 G-H).

Dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, révisé dans l'annexe C du chapitre II, le pl1 est homomorphe (*cf.* fig. 18), ce qui confirme l'unité de ce groupe naturel.

Le deuxième pléopode mâle présente des types d'organisation très peu nombreux, certes, mais extrêmement différents :

1) Le *type long* est représenté par un pl2 allongé et filiforme, plus long ou aussi long que le pl1, comme cela existe chez de nombreux péditrèmes. Il pénètre dans le pl1 par le foramen interne, s'insère dans la gouttière séminale et fait dépasser son apex hors de l'orifice séminal (fig. 64A-B : *Pseudocorystes* A. Milne Edwards ; fig. 66G-H : *Menippe* de Haan). On distingue une base allongée et un flagelle plus ou moins long, parfois enroulé en boucle.

2) Le *type court*, c'est-à-dire un pl2 beaucoup plus court que le pl1, se présente sous plusieurs formes, dont :

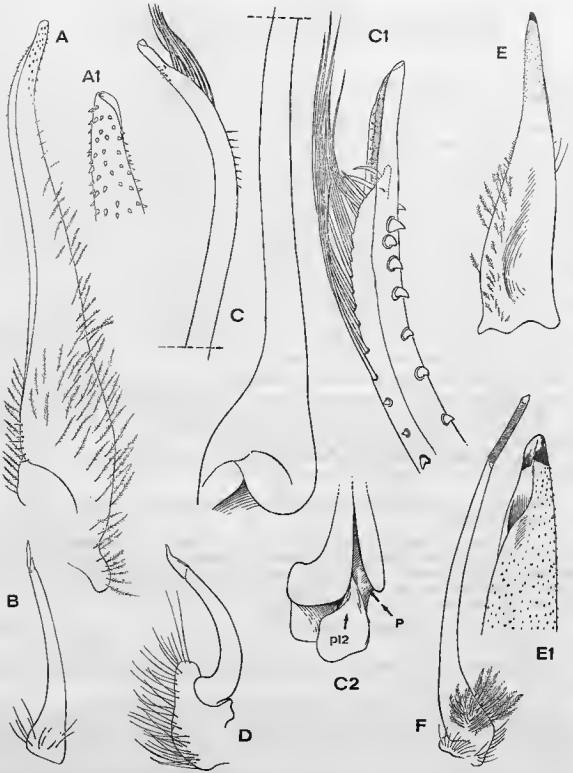
le type xanthien : pl2 incurvé, avec une pièce apicale (correspondant à l'appendix masculina ou au flagelle) courte et falciforme ;

le type pilumnien : pl2 très court, sigmoïde (fig. 66C-D : *Actumnus setifer*) ;

le type majien : pl2 court et, selon les groupes de Majidae, variable dans sa forme ; il conviendrait d'étudier soigneusement les divers aspects du pl2 chez les Majidae (fig. 70C-D : *Eurynolambrus australis*).

3) Le *type intermédiaire* ne se rencontre qu'assez rarement : c'est un pl2 « mi-long », qui semble dériver du type long mais s'être raccourci. Sa taille correspond au tiers ou à la moitié du pl1.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Nous suivrons la classification de Balss (1957) pour voir quel type de pl2 caractérise les différents groupes de sternitrèmes.

Oxystomata (Tymolinae et Raninidae exclus)

Dorippidae : pl2 presque aussi long (mais pas plus long) que le pl1, avec une partie basale allongée, peu incurvée, et un apex court.
Calappidae : pl2 long (aussi long ou plus long que le pl1), mince, plus ou moins filiforme, avec un apex de taille, forme et ornementation variables (styliforme, claviforme, droit ou recourbé, inerme ou spiniforme : *cf.* Monod, 1928, p. 111).
Leucosiidae : pl2 court, sauf dans certains cas (genre *Ebalia* Leach : *cf. E. laevis* in Takeda et Miyake, 1969c, fig. 2h, e).

Brachygnatha

Oxyrhyncha (Eumedoninae et Hymenosomatidae exclus)

Majidae : pl2 court (*cf.* 6g. 70D : *Eurynolambrus australis*).
Parthenopidae : pl2 long ou mi-long.

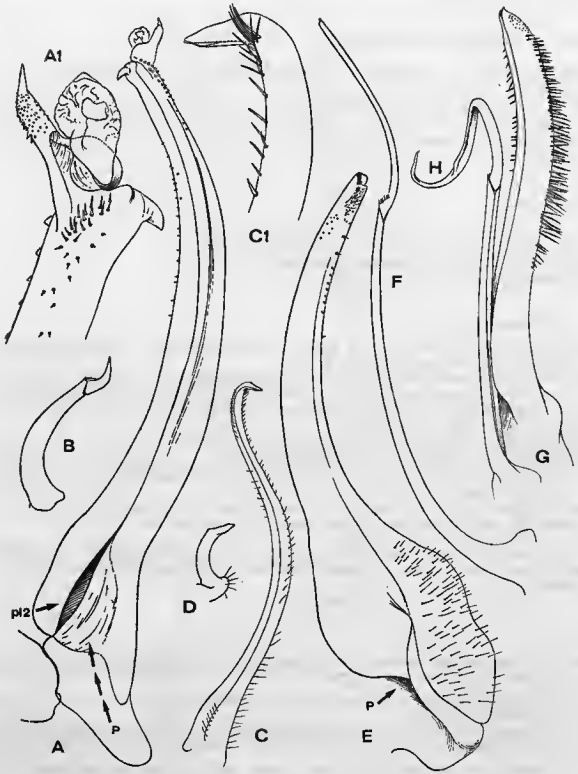
Brachyrhyncha

Corystidae : pl2 long chez *Pseudocorystes* (fig. 64 A-B), de taille moindre chez *Nautilocorystes* (fig. 64 E-F) et beaucoup plus court chez *Corystes* (fig. 64 C-D).
Atelecyclidae (Acanthocyclinae exclus) : pl2 long chez les Atelecyclinae comme *Telmessus* (*cf.* fig. 65 E-F) [sauf *Pliosoma* Stimpson qui est, en fait, un Majidae, donc à pl2 très court (*cf.* 6g. 70B)] ; mi-long chez *Thia* Leach (*cf.* fig. 65 A-B) ; très court et de type xanthien chez *Kraussia* Dana (*cf.* fig. 65 C-D).
Cancridae : pl2 plus long que le pl1, et grêle.
Portunidae : pl2 plus court que le pl1, étroit, à extrémité parfois bifide ; pl2 parfois très court.
Potamidae : pl2 soit très long et styliforme, soit très court.
Xanthidae : pl2 long chez les Menippinae, les Carpilinae et chez les Platyxanthinae Guinot, 1977 ; pl2 court, xanthien, chez les Xanthinae, les Actaeinae, les Trichiinae, les Panopeinae, etc. ; pl2 court et sigmoïde chez les Pilumninae.
Goneplacidae *sensu* Balss, 1957 : pl2 très long ou très court ; sigmoïde chez certains genres (*cf.* Guinot, 1969a).
Pinnoteridae, Ocypodidae, Grapsidae, Mictyridae, Gecarcinidae : pl2 très court.

Il ressort de cet examen comparatif que, en règle générale, le pl2 long ou mi-long accompagne un pl1 développé, large, peu incurvé, à ornementation réduite (*Menippe, Platyxanthus, Pseudocorystes, Carcinoplax*, etc.).

Fig. 65 A-F. — Pléopodes sexuels 1 et 2 chez un Atelecyclinae *sensu* Balss, 1957 (*Telmessus*) et chez deux Thiinae *sensu* Balss, 1957 (*Thia* et *Kraussia*). A notre avis, *Thia* et *Kraussia* ne doivent pas être réunis dans la même sous-famille.
A, A1, B, *Thia* sp., 14,4 × 16,8 mm, Naples, Staz. Zool. det. *Thia polita* Leach (MP) : A, pl1 (× 30) ; A1, *id.*, extrémité (× 80) ; B, pl2 (× 30).
C, C1, C2, D, *Kraussia rugulosa*, ♂ 18 × 22 mm, Nagasaki (MP) : C, pl1, que nous avons coupé en deux car il est très long (× 30) ; C1, *id.*, extrémité (× 90) ; C2, base du pl1, avec les deux orifices par où pénètrent le pl2 et le pénis (× 30) ; D, pl2 (× 30).
E, E1, F, *Telmessus cheiragonus* (Tilesius), ♂ 47 × 60 mm, Alaska, 1892, « Albatross » coll. (MP) : E, pl1 (× 7) ; E1, *id.*, extrémité grossie (× 30) ; F, pl2 (× 7).
Les flèches indiquent l'orifice du pl1 par où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Le pl2 court accompagne généralement un pl1 :

a) assez long, compliqué par des lobes terminaux (Panopeinae, Majidae) ou par une ornementation filamenteuse, tuberculée, sétifère, etc. (nombreux Xanthidae) ;

b) relativement court, trapu, à apex sclérifié et peu ornementé : cas des Crabes amphibies ou terrestres.

Le pl2 sigmoïde, pilumnien, accompagne un pl1 le plus souvent recourbé en crosse (*cf.* fig. 66C, C1, D : *Actumnus setifer*).

Le pl2 mi-long, de longueur intermédiaire, se rencontre fréquemment chez les Parthenopidae, ainsi que dans certains genres attribués aux Xanthidae tels que *Pilumnoides* Lucas ou *Globopilumnus* Balss (*cf.* Guinot, 1960*a*).

Nous avons vu que, chez les pséditrèmes, le deuxième pléopode est long et, le plus souvent, styliforme : nous en déduisons que le type long représente, chez les sternitrèmes, un caractère plésiomorphe. L'anagenèse consiste en un raccourcissement par perte de certains articles et par réduction du flagelle terminal (ce dernier correspondrait à l'appendix masculina des péditrèmes).

On peut considérer que les Crabes à pl2 long sont les plus primitifs. Par exemple, dans les Xanthidae, les Menippinae seraient plus archaïques que les Xanthinae ; dans les Oxystomata *sensu* Balss, les Calappidae seraient plus primitifs que les Leucosiidae. Le type court semble l'apanage des Brachyoures relativement évolués : Ocypodidae, Grapsidae, Gecarcinidae, etc.

Le pl2 pilumnien est à placer à part : il dérive sans doute d'un pl2 long mais d'un type spécial. Une étude ultérieure sera consacrée à ce sujet.

On conçoit aisément qu'un pléopode 1 incomplètement fermé doive être accompagné d'un pl2 allongé qui canalise le sperme jusqu'à l'extrémité. Lorsque le pl2 acquiert la forme tubulaire, en cylindre clos sur toute sa longueur (sauf à la base et à l'apex), le pl2 peut se raccourcir : il ne sert qu'à pousser le sperme lorsqu'il a été déchargé dans la gouttière par le pénis. Son rôle n'est plus de maintenir ou contenir le sperme mais de servir de piston. Pour mieux comprendre le mécanisme de la copulation, il faudra soigneusement étudier la musculature du pénis et des deux pléopodes sexuels.

VI. CHANGEMENTS DU PREMIER PLÉOPODE SEXUEL MÂLE AU COURS DE LA VIE

Non seulement les pléopodes sexuels subissent des transformations phylogénétiques mais ils changent au cours de la formation et du développement de l'individu. Cela rend délicate l'utilisation de ces structures comme caractère différentiel.

Fig. 66 A-H. — Pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez un Panopeinae au stade catométope (*Cyrtoplax*), chez un Xanthidae Menippinae (*Menippe*), chez un Xanthidae Pilumninae *sensu* Balss (*Actumnus*) et chez un Xanthidae Platyxanthinae (*Platyxanthus*). Sur cette planche sont illustrés le pl1 panopéen (A, A1), le pl1 pilumnien du type *Actumnus* (C, C1), le pl1 ménippien (G) et le pl1 platyxanthien (E), ainsi que le pl2 xanthien, court (B), le pl2 pilumnien sigmoïde (D), le pl2 ménippien, long et souvent en boucle (H), et le pl2 platyxanthien, long (F).

A, A1, B, *Cyrtoplax spinidentata* (Benedict), ♂ 15,8 × 22 mm, Puerto Rico, Salinas, W. J. Hewatt coll. et leg., st. 346, Chace det. (MP) : A, pl1 (× 20) ; A1, *id.*, extrémité (× 60) ; B, pl2 (x 20).

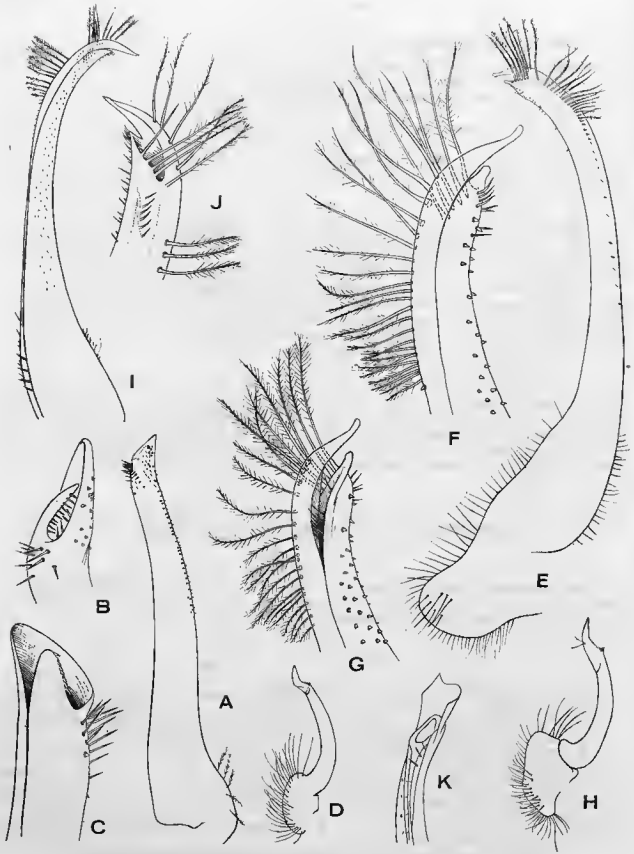
C, C1, D, *Actumnus setifer* (de Haan), ♂ 10,5 × 14 mm, Madagascar, Tamatave, Millot coll., Balss det. *A. setifer* nov. var. ? (MP) : C, pl1 (× 18) ; C1, *id.*, extrémité (× 30) ; D, pl2 (× 18).

E, F, *Platyxanthus orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 79 × 121 mm (état sec), Baie de Pisco, M. Wendell (MP-B2772S) : E, pl1 (× 6) ; F, pl2 (× 6).

G, H, *Menippe mercenaria* (Say), Floride, Key West, A. Milne Edwards det. (MP) : pléopodes 1 (G) et 2 (H) *in situ*, le pl2 étant engagé à l'intérieur du pl1 (× 9).

Les flèches indiquent l'orifice du pl1 où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Pour comparer correctement les appendices sexuels d'animaux appartenant à des taxons différents, il faut d'abord tenir compte de deux possibilités, liées au cycle biologique, qui se rencontrent chez les Brachyoures. Chez les Crabes dont la vie est marquée par plusieurs mues prépubérales et plusieurs mues postpubérales, les pléopodes mâles, d'abord immatures, acquièrent progressivement leur forme adulte. Chez les Crabes où la mue de puberté est la dernière, les appendices sexuels ne changent plus après celle-ci.

Les modifications du premier pléopode sexuel au cours de la vie ont été étudiées chez un petit nombre d'espèces (*cf.* HARTNOLL, 1974). La courbure définitive et l'ornementation complète de cet appendice n'apparaissent qu'après une certaine mue. De façon simplifiée, on peut dire que le premier pléopode mâle croît avec une allométrie positive pendant la vie prépubérale, puis change de taille et de forme à la mue de puberté, ce qui le rend apte à la copulation ; finalement (et si cette mue n'est pas la dernière), le pl1 ne croît plus qu'avec une allométrie négative. La croissance continue des pléopodes mâles deviendrait désavantageuse si elle devait amener à une disproportion par rapport au développement, d'une part de l'abdomen qui les recouvre, d'autre part de l'appareil génital femelle.

Voici les données bibliographiques concernant quelques travaux récents à ce sujet.

NISHIMURA (1967) a étudié les modifications du premier pléopode mâle en fonction de la taille du Crabe chez deux espèces japonaises de Majidae, *Chionoecetes opilio* (Fabricius) et *Ch. japonicus* Rathbun : développement de l'armature filamenteuse, conformation de l'apex, etc.

STEPHENSON et COOK (1973) ont bien montré la courbure croissante du pl1 au fur et à mesure de l'élargissement de la carapace chez deux espèces de Portunidae australiens, ainsi que l'accroissement de la taille et du nombre des spinules subterminales.

MURAOKA a étudié la croissance des caractères sexuels dans les stades postlarvaires de plusieurs espèces japonaises, notamment *Plagusia dentipes* de Haan (MURAOKA, 1963), *Plagusia depressa tuberculata* Lamarck (MURAOKA, 1965), *Percnon planissimum* (Herbst) (MURAOKA, 1967) et chez deux espèces de Grapsidae (MURAOKA, 1971).

ATKINS (1960) a décrit le développement des pléopodes pendant les premiers stades Crabe dans le genre *Pinnotheres* Latreille.

Enfin, HARTNOLL (1963 ; 1964 ; 1965) a publié des renseignements fort utiles sur la croissance des pléopodes sexuels en fonction de la classe de tailles des Crabes considérés et sur les changements qu'ils subissent à la mue de puberté.

Les changements du deuxième pléopode mâle au cours de la croissance sont peu connus. Les modalités du développement ontogénétique de cet appendice sexuel apporteraient des éléments précieux pour toute hypothèse fondée sur l'évolution de cette structure, extrêmement modifiée au cours de la phylogenèse.

FIG. 67 et 68. — Communauté de structure du premier pléopode sexuel mâle dans la sous-famille des Polydectinae, à savoir dans le genre *Polydectus* H. Milne Edwards et le genre *Lybia* H. Milne Edwards. Morphologie du deuxième pléopode sexuel mâle, qui est de type xanthien.

67 A-D, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH). A, pl1 (× 26) ; B, *id.*, extrémité (× 50) ; C, autre vue de l'apex (× 80) ; D, pl2 (× 26).

68 E-H, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. (MP). E, pl1 non monté en préparation (× 38) ; F, *id.*, extrémité du pl1 non monté (× 102) ; G, *id.*, extrémité du pl1 montée en préparation (× 50) ; H, pl2 (× 38).

68 I-J, *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, holotype, ♂ 6,8 × 8,8 mm, d'après TAKEDA et MIYAKE, 1970, fig. 4, 6. I, pl1 (× 53) ; J, *id.*, extrémité (× 133).

68 K, *Lybia hatagumoana* Sakai, holotype, ♂ 4,5 × 4,2 mm, Japon, Sagami Bay : apex (× 80) du pl1, d'après SAKAI, 1961, fig. 2 C.

Source : MNHN, Paris

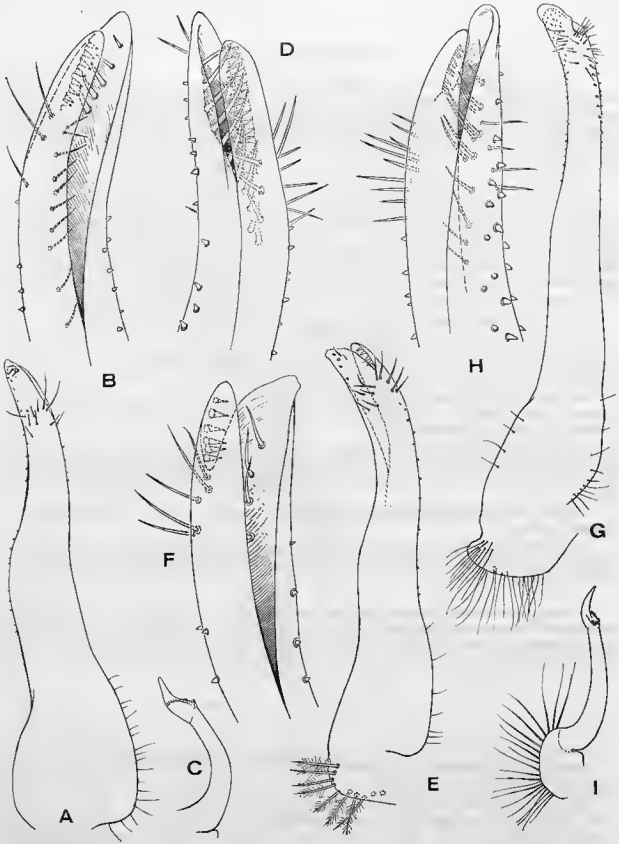


Fig. 69 A-I. — Pléopodes sexuels des Polydectinae (*suite*). A-C, *Lybia plumosa* Barnard, ♂ 5 × 6,6 mm, Fort Dauphin, mission R. Decary 1932 (MP) : A, pl1 monté en préparation (× 57) ; B, *id.*, extrémité montée (× 144) ; C, pl2 (× 57). D, *L. plumosa*, ♂ 8 × 10 mm, Somalie, Hafun, E. Ninni coll., Guinot det. *L.* aff. *plumosa* (*cf.* 1964*a*, fig. 5) : apex (× 167). E, F, *L. leptochelis* (Zehntner), holotype, ♂ 3 × 4 mm, Amboine (MHNG) : A, pl1 monté en préparation (× 100) ; F, *id.*, extrémité montée en préparation (× 215). G-I, *L. denticulata* Nobili, syntype, ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, Dr Jousseaume 1897 (MP) : G, pl1 monté en préparation (× 28) ; H, *id.*, extrémité montée (× 144) ; I, pl2 (× 28).

Source : MNHN, Paris

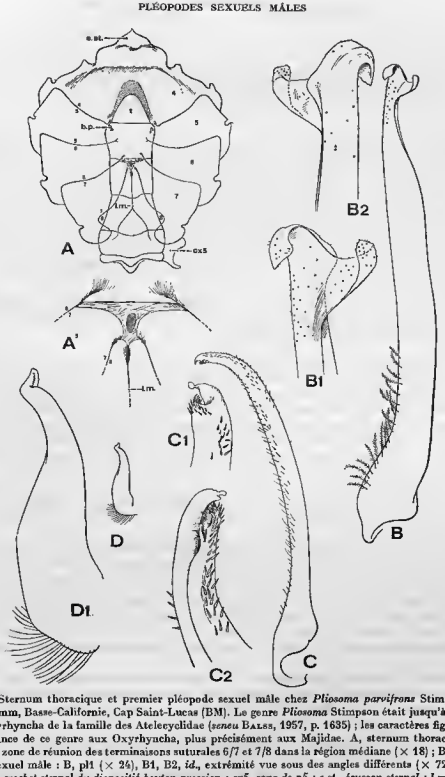


Fig. 70 A-D. — Sternum thoracique et premier pléopode sexuel mâle chez *Pliosoma parvifrons* Stimpson, syntype, ♂ 13,8 × 14 mm, Basse-Californie, Cap Saint-Lucas (BM). Le genre *Pliosoma* Stimpson était jusqu'à présent rattaché aux Brachyrhyncha de la famille des Atelecyclidae (*sensu* Balss, 1957, p. 1635) ; les caractères figurés ici montrent l'appartenance de ce genre aux Oxyrhyncha, plus précisément aux Majidae. A, sternum thoracique (× 5) ; A', détail de la zone de réunion des terminaisons suturales 6/7 et 7/8 dans la région médiane (× 18) ; B, B1, B2, premier pléopode sexuel mâle : B, pl1 (× 24), B1, B2, *id.*, extrémité vue sous des angles différents (× 72).

b.p., crochet sternal du dispositif bouton-pression ; cx5, coxa de p5 ; e.st., écusson sternal ; l.m., ligne médiane ; z.m., zone membraneuse ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

Fig. 70 C-D. — Pléopodes sexuels 1 et 2 d'*Eurynolambrus australis* H. Milne Edwards et Lucas, ♂ 50 × 77 mm, Nouvelle-Zélande, M. Lavaun (MP). Ce Crabe, au faciès curieux (voir la carapace de cette espèce, pl. 1, fig. 5), était rattaché soit aux Parthenopidae, soit aux Cancridae (*cf.* Balss, 1957, p. 1637). La morphologie des pl1 et pl2 ♂ montre qu'il s'agit d'un Majidae. C, pl1 (× 24) ; C1, C2, *id.*, extrémité vue sous deux angles différents (× 24) ; D, pl2 (× 6) ; D1, *id.* (× 24).

Source : MNHN, Paris

VII. REMARQUES SUR LES PLÉOPODES SEXUELS MÂLES EN TANT QU'ORGANES DE COPULATION

Chez les Brachyoures, le reploiement du court abdomen contre la paroi sternale thoracique dans une cavité de forme complémentaire, accompagné de son maintien grâce à un dispositif de rétention (*cf.* chapitre IV), aboutit à ce que les deux paires d'appendices abdominaux sexuels viennent à proximité ou au contact de l'ouverture génitale mâle et du pénis. Chez les Macroures, dont l'abdomen est dans le prolongement du céphalothorax, les pléopodes font, topographiquement, suite aux appendices thoraciques : les pléopodes sexuels sont donc placés différemment par rapport aux orifices génitaux mâles. Pour que, chez les Décapodes à abdomen non rabattu, pléopodes et orifices mâles se rapprochent, une musculature particulière doit se développer ; au moment de la décharge du sperme dans les pléopodes, les mouvements doivent être différents de ce qui se passe chez les Brachyoures où le pénis est tout près de la base du premier pléopode.

Chez certains Arthropodes (Myriapodes), les orifices mâles et les gonopodes se trouvent sur des somites éloignés. L'animal replie son corps seulement au moment de la copulation afin que les pénis soient rapprochés des organes de transmission que sont les gonopodes.

Le raccourcissement de l'abdomen et son repliement dans la cavité sterno-abdominale s'ébaucbent, et même se réalisent complètement, dans le groupe des Brachyoures péditrèmes ; chez les sternitrèmes, le processus est accompli. Le rapprochement des pénis et des pléopodes entraîne certainement une simplification des mécanismes qui, chez le mâle, préludent à l'insémination. Le creusement d'une cavité sterno-abdominale où les pléopodes sont contenus, apporte à ces derniers une protection dont ils ne bénéficient pas chez les autres Reptantia, à abdomen toujours étendu ; avant l'accouplement, les Crabes doivent décrocher leur abdomen fixé à la paroi sternale par un système bouton-pression ou autre dispositif homologue.

Des observations précises sur le mécanisme d'accouplement dans les divers groupes de Brachyoures sont encore très fragmentaires. On peut se reporter à Hartnoll (1969) qui a passé en revue les données disponibles sur la copulation.

Pretzmann (1973, p. 204-205, fig. 27-30) a publié un aperçu intéressant sur la relation entre la structure de l'appareil génital mâle et la position de celui-ci lors de la fécondation chez les Pseudothelphusidae. En position de repos, le premier pléopode est retourné contre le sternum thoracique et, par sa partie apicale, couvre l'orifice séminal. Au moment de la copulation, mâle et femelle sont en contact, sternum contre sternum ; l'abdomen du mâle est soulevé et se place entre l'abdomen et le sternum de la femelle. Le soulèvement de l'abdomen mâle et sa rétraction provoquent un redressement des pléopodes, qui viennent couvrir, par leur extrémité apicale, les ouvertures femelles. Au repos, les gonopodes se trouvent trop écartés par rapport aux vulves ; certaines articulations, notamment celle entre la coxa et le basis, permettent la correction de cette position.

L'évolution de l'armature génitale chez les Décapodes nous montre d'une part une simplification et une réduction (perte de la disposition biramée primitive, disparition ou fusion de certains articles, raccourcissement du 2e pléopode ; etc.) ; d'autre part, une spécialisation des pièces restantes, notamment la transformation de l'endopodite du pl1 en une gouttière semi-ouverte puis en un tube complètement clos dans lequel le sperme, introduit dans l'orifice basal et sortant par l'orifice terminal ou subterminal, est bien canalisé.

Ce qui frappe surtout, quand on examine comparativement l'appareil génital mâle chez les Brachyoures, c'est à la fois l'uniformité du plan général (une seule grande différenciation : celle qui sépare péditrèmes et sternitrèmes) et une très grande diversification dans les détails. La richesse de l'ornementation du premier pléopode est surprenante, sans rien d'analogue dans d'autres structures et, à première vue, sans importance pour la survie. Sans doute, l'appareil copulateur est le seul parmi tous les organes qui soit superflu pour le maintien de l'existence individuelle. Son rôle étant celui d'assu-

Source : MNHN, Paris

rer la perpétuation de l'espèce, la sélection naturelle s'opère sur lui d'une manière particulière. Dans la lutte de l'individu contre les changements du milieu, externe comme interne, toutes les autres fonctions de l'organisme étant nécessairement en corrélation, les remaniements fonctionnels et morphologiques d'une structure amènent obligatoirement à des changements dans l'ensemble du corps. A ce point de vue, l'armature génitale représente une exception. Cette particularité explique bien la dualité : uniformité du plan général et variabilité de l'ornementation. La première est due en grande partie à la nécessité qu'une mutation se produise d'une manière concordante chez le mâle et chez la femelle. La richesse des détails ornementaux peut s'expliquer par l'hypothèse selon laquelle diverses variations aléatoires ne sont pas éliminées par la sélection naturelle, comme c'est le cas pour les structures qui influent directement sur la survie de l'individu.

La grande variabilité des pléopodes à l'échelle des espèces s'oppose à l'uniformité de ses caractères chez les individus d'une même espèce. C'est pour cette raison que les taxonomistes utilisent de plus en plus les pléopodes sexuels dans les clefs de détermination. Türkay (1975*a*) fait remarquer que la sélection s'opère sur les pléopodes, seulement en relation avec leur fonction de transmission du matériel génétique et que, cette fonction étant la même chez les Crabes marins et chez les Crabes terrestres, la morphologie génitale mâle constitue un indice précieux des liens phylogénétiques entre les groupes terrestres et leurs ancêtres marins. Tout en étant d'accord avec le principe de cette affirmation, nous attirons l'attention sur le fait que les pléopodes de tous les Crabes terrestres possèdent une caractéristique commune, à savoir une faible ornementation et une calcification accentuée de l'apex. Cela n'est certainement pas lié à leur fonction mais provient probablement de la nécessité d'une solidité accrue de ces appendices.

Certes, une coaptation des organes sexuels mâles et femelles est indispensable. Pour le bon déroulement de la fécondation, par exemple Pretzmann (1973, p. 205-206) montre chez les Crabes d'eau douce Pseudothelphusidae l'utilité d'une obturation de la vulve par la partie apicale du premier pléopode mâle. Il est séduisant de s'imaginer que l'adaptation mutuelle des deux appareils va jusqu'à la perfection d'un système « clef-serrure » et empêche l'hybridation. Cette idée formulée déjà par Dufour en 1844, a été souvent reprise par la suite pour l'ensemble des Arthropodes mais, ces derniers temps, elle a subi des critiques qui nous paraissent justifiées (voir par exemple O. Krauss, 1968). Des spécialistes de la théorie de l'évolution, notamment Dobzhansky et Mayr, ont montré qu'un tel mécanisme d'isolement ne pourrait jouer qu'un rôle très réduit dans la pbylogenèse. Par ailleurs, en accouplant artificiellement des Lépidoptères dont on avait préalablement détruit le cerveau chez le mâle, Lorkovic (1947 ; 1953 ; 1956) a démontré que, pour l'isolement reproductif, la valeur de la forme spécifique des appareils génitaux était d'ordre secondaire. Chez les Papillons, la copulation interspécifique serait entravée non par les différences morphologiques mais par les phéromones et les stimuli audiovisuels. Nos recherches sur l'appareil génital des Brachyoures confirment cette opinion dans les lignes générales mais exigent d'en limiter la portée. On ne peut pas parler de l'existence d'un système « clef-serrure » au sens propre du terme. L'ornementation de l'apex du pléopode n'a pas de correspondant, en négatif, dans le vagin. Et pourtant il serait faux d'en conclure que la coaptation est si sommaire que le mâle d'un groupe puisse copuler, à taille égale et abstraction faite des facteurs éthologiques, avec la femelle d'un autre groupe. A la lumière des recherches récentes, les variations dans la conformation des vulves et du vagin (*cf.* chapitre v) ne paraissent qu'à peine moins nombreuses que celles des pléopodes. On ignore encore en quoi consiste la coaptation fine entre les deux appareils sexuels et on ne sait pas à quel niveau se situent les barrages morphologiques de l'hybridation. Y a-t-il, dans la nature, des hybrides entre les taxons que l'on considère actuellement comme des espèces différentes ? Voilà un domaine pratiquement inconnu qu'éclaireraient probablement des expériences d'hybridation artificielle.

Chez certains Portunidae de l'océan Indien et du Pacifique, Stephenson et Rees (1967, notamment p. 2, 19) ont constaté un premier pléopode hétéromorphe à l'intérieur d'une même espèce. Chez *Portunus orbitosinus* Rathbun, on distingue une sorte de gradation, variant entre deux extrêmes, dans la courbure et l'épaisseur du pl1 correspondant à une morphologie particulière de l'abdomen : deux formes sont ainsi reconnues, chacune ayant deux ou trois « variantes ». Chez *Thalamita danae* Stimpson, des différences non graduelles permettent de séparer deux formes d'après l'aspect du pl1 et de l'abdomen. Enfin, chez *Portunus argentatus* (A. Milne

Source : MNHN, Paris

Edwards), « test case of the concept of a portunid species », concept impliquant une divergence morphologique dans le faciès, dans la morphologie de l'abdomen mâle et dans la structure des pléopodes sexuels, Stephenson et Rees distinguent deux formes se séparant essentiellement par leurs pléopodes : les deux auteurs émettent l'hypothèse qu'il pourrait s'agir dans ce cas de deux espèces sympatriques en mesure d'assurer un isolement reproductif.

Après beaucoup d'hésitation, Nishimura et Mizusawa (1969) ont abouti à la conclusion qu'il pouvait y avoir hybridation entre les deux espèces japonaises de Majidae reconnues dans le genre *Chionoecetes* Krøyer : *Ch. opilio* (Fabricius) et *Ch. japonicus* Rathbun. Les hybrides supposés montrent « the intermediate conditions in many characters between the supposed parental species ». Les pléopodes des deux espèces sont distincts (Nishimura, 1967). Les vulves sont différentes chez *Ch. opilio* et chez *Ch. japonicus*. Bien que de légères modifications ou des défectuosités affectent les pléopodes des individus hybrides, elles ne semblent par rendre ces derniers impropres à la copulation. Cependant, on ne possède aucun renseignement sur la fécondité de tels hybrides et la viabilité de leurs descendants.

Altevogt (1969) a montré que, chez trois espèces sympatriques du genre *Uca* Leach vivant au Pérou, il n'y a pas d'obstacles mécaniques à un croisement. Les pléopodes de ces trois Ocypodidae, *Uca stylifera* (H. Milne Edwards), *Uca princeps* (Smith) et *Uca insignis* (H. Milne Edwards), sont très peu différents d'une espèce à l'autre. Les femelles des trois espèces étant ovigères simultanément, ce sont seulement des particularités éthologiques qui empêcheraient l'hybridation ; notamment chez *U. stylifera*, la femelle est transportée sur le dos du mâle jusqu'à son terrier, ce qui n'est pas toléré par les femelles d'*U. princeps* et d'*U. insignis*. D'après Altevogt, les péréiopodes du mâle transmettraient une information tactile qui, chez *Uca stylifera*, serait perçue par la femelle, acceptant de ce fait un mode de transport inhabituel par le mâle.

Le rôle du comportement comme barrière à l'accouplement de deux formes voisines, susceptibles de se rencontrer dans le même biotope, a été particulièrement étudié par Warner (1970).

Lucas (1970) a fait des expériences fort intéressantes de croisement entre deux espèces d'*Halicarcinus* (Hymenosomatidae) vivant en Australie. Ayant découvert que l'espèce connue comme *Halicarcinus lacustris* (Chilton) vit non seulement dans les eaux saumâtres mais aussi en eau douce, Lucas constate que la forme dulçaquicole a un développement direct tandis que l'autre, dénommée *H. paralacustris*, se métamorphose par l'intermédiaire de larves. Le développement sans stades larvaires pourrait être regardé comme une réponse phénotypique à l'absence de salinité : une diminution du nombre de stades larvaires a été observée chez de nombreux Décapodes vivant à basse salinité. On sait que les Crabes d'eau douce éclosent directement au stade crabe. Cependant, Lucas plaide pour une différence génotypique, qui serait une légère divergence dans la morphologie des ouvertures génitales femelles. Pourtant, les pléopodes mâles ne montrent aucun caractère différentiel. Les deux formes ont une distribution bien distincte, avec seulement une petite aire où elles sont sympatriques. Les croisements en laboratoire ont produit des hybrides à fertilité limitée. Lucas considère les deux formes comme deux espèces différentes mais jumelles. Dans les conditions naturelles, les deux espèces ne se croisent pas pour des raisons géographiques et écologiques.

Source : MNHN, Paris

Chapitre VIII

SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE

C'est Henri Milne Edwards (1834 et 1851) qui, le premier et de façon remarquable, a décrit et illustré le « squelette tégumentaire » des Crustacés Décapodes. « Les apodèmes, qui naissent par paires des diverses parties du thorax tendent à se réunir de chaque côté de cette portion du corps en un système de cloisons intermusculaires, que je désignerai sous le nom d'endophragmes » (1851, p. 52). Ce système squelettique est topographiquement interne, d'où l'appellation d'*endosquelette* qui lui a été parfois donnée, mais ontogénétiquement externe, ce qui a entraîné l'abandon de ce terme (des endosquelettes vrais existent chez certains Crustacés). Snodgrass (1952) a proposé la dénomination de *squelette apodémien intersegmentaire*, concrétisant ainsi que ce squelette se trouve toujours à la limite de deux métamères successifs.

Nous suggérons de faire la distinction entre deux types de formations. Nous réserverions le terme de *phragmes* aux invaginations squelettiques cuticulaires délimitant deux somites consécutifs ; les phragmes servent d'attache fixe aux muscles moteurs de la coxa ainsi que du basis-ischion des appendices et permettent la fixité de l'extrémité musculaire immobile, lors des contractions. Le terme d'*apodèmes* s'appliquerait aux expansions plus ou moins lamelleuses et flexibles, plus ou moins en lorme de palette, qui appartiennent aux différents articles des appendices ; les apodèmes portent les insertions mobiles des muscles du système appendiculaire.

Les phragmes seraient donc tout ce qui se rattache à une partie fixe, leur rigidité étant liée à l'existence d'une exocuticule. Ils offrent un développement plus ou moins grand, depuis une simple crête jusqu'à une lame épaisse et élevée. Les *endosternites* sont les phragmes issus de la paroi sternale : les *endopleurites*, ceux qui sont issus de la paroi épimérienne [1]. Dans notre étude du sternum thoracique (*cf.* chapitre III), nous avons montré que les lignes de suture visibles sur le plastron sternal des Brachyoures correspondaient à l'invagination des endosternites. Critère jusqu'à présent négligé, le tracé de ces sutures présente donc un immense intérêt, puisqu'il renseigne le carcinologiste sur la présence, la localisation et aussi la dimension des phragmes du système squelettique.

En ce qui concerne les Crabes, rares sont les auteurs qui se sont penchés sur l'anatomie du squelette. La première véritable description remonte à V. Audouin et H. Milne Edwards (1824, p. 66-67). Après les éminents travaux de H. Milne Edwards, la charpente céphalothoracique est restée longtemps ignorée. Puis ont été publiées les recherches de Pearson (1908) chez *Cancer pagurus* Linné ; de Bourne (1902) chez les Raninidae ; de Junge (1934) chez *Hyas araneus* Leach ; de Cochran (1935) chez *Callinectes sapidus* Rathbun ; celles d'Abrahamczik-Scanzoni (1942), plus spécialement consacrées à l'étude de la musculature chez plusieurs espèces de Brachyoures. Gordon (1950 ; 1963 ; 1966) s'est principalement intéressée au système sque-

1. Nous n'entrerons pas dans la polémique ayant trait à l'interprétation des *pleures* et des *épimères* chez les divers Décapodes. Nous utilisons la terminologie employée par Drach en 1950 et 1971 (endopleurites = apodèmes épimériens de H. Milne Edwards) et renvoyons à Balss (1940, p. 86-90) pour l'exposé des nombreuses conceptions, ainsi qu'aux travaux de Snodgrass (1951 ; 1952 ; 1965).

Source : MNHN, Paris

lettique des formes dotées de sillons sternaux chez la femelle et, en même temps, de spermathèques (Dromiacea ; Homolidae ; Raninidae ; Tymolinae) ; pour comparaison avec des formes particulières, elle a examiné le squelette de « vrais » Crabes, tels que *Maja* Lamarck et *Corystes* Latreille. En 1940 (p. 86-90), Balss a synthétisé les connaissances sur le système endophragmal des divers Décapodes mais n'en a pas tiré de conclusions taxonomiques.

En fait, c'est Drach qui a attiré l'attention des carcinologistes sur le système endophragmal, véritable novation évolutive des Décapodes, et montré son importance, surtout en tant que critère du niveau évolutif. En 1939, Drach décrit longuement et clairement l'architecture des lames squelettiques sternales et endopleurales chez *Maja squinado* (Herbst) et chez *Cancer pagurus* Linné. Dans l'article « Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes » (1950), Drach fait apparaître la complexité du squelette intersegmentaire et met en évidence les trois étapes principales qu'il a reconnues, grâce à cette structure, dans l'évolution des Décapodes :

1) Un squelette simple chez les Natantia, représenté chez les Pénéides par une *succession métamérique de petites lames courtes et séparées*, n'entrant jamais en contact les unes avec les autres. C'est le *niveau I* d'évolution du squelette, reconnu par Drach.

2) Un squelette apodémien dont les différentes parties sont *contiguës* par leurs bords internes (engrenage grâce à des indentations de forme complémentaire) mais *sans continuité réelle*, chez certains Reptantia (Homaridea, Thalassinidae, une partie des Anomoures, certains Brachyoures). C'est le *niveau II*.

3) Un squelette apodémien *continu*, par *soudure complète des différentes lames* : chez les Palinura, chez certains Anomoures (Porcellanea, Litbodidae) et chez la plupart des Brachyoures. C'est le *niveau III* de Drach.

Selon Drach (1950), les Brachyoures *sensu lato* se séparent en trois groupes selon la conformation de leur charpente squelettique :

a) Les Dromiacea ont un squelette tout à fait original, ne ressemblant à aucun autre.

b) Les Homolidae possèdent un squelette discontinu, les endosternites et les endopleurites étant agencés selon le schéma des liaisons métamériques par engrenage comme chez les Astacoures, avec toutefois un selle turcique, ce qui est un caractère brachyourien.

c) Les autres Crabes disposent d'un squelette continu, avec soudure complète, donc solide ; la paroi du corps et la charpente intersegmentaire forment un ensemble d'un seul tenant : une musculature puissante peut se développer, des pattes thoraciques plus fortes se forment, le corps devient plus trapu.

Reprenant en 1971 l'idée que la formation d'un squelette continu est une tendance qui s'est manifestée dans divers clades de Décapodes, Drach montre que cette nouveauté évolutive est liée à la locomotion marcheuse, au corps plus lourd, au squelette plus minéralisé et plus épais. Les lames interconnectées assurent à la musculature thoracique une charpente rigide et une plus grande surface d'insertion.

Pour comprendre l'architecture compliquée de la charpente squelettique des Brachyoures, nous nous référons à l'étude qu'en a faite Drach (1939, p. 368-373, pl. 6, fig. 25, 26) chez *Maja squinado* et, par comparaison, chez *Cancer pagurus* (*ibid.*, pl. 6, fig. 27-30, pl. 7, fig. 31-33). On voit parfaitement comment se réalise le squelette continu, typique de ces Brachyoures. De chaque côté de la cavité thoracique, une nappe transversale, la *lame de jonction*, parallèle au plancher sternal et raccordée au squelette externe par les ailes de la formation dite *selle turcique*, unit à l'intérieur du corps les endopleurites et les endosternites des segments successifs. Au niveau des cinq derniers somites thoraciques un double cloisonnement divise les compartiments segmentaires en deux chambres superposées (*chambre musculaire sternale* et *chambre musculaire pleurale* de Pearson). Pour qu'au moment de l'exuviation le dégagement du corps puisse s'opérer, une résorption (« résorption topographiquement différentielle ») fait disparaître les deux lames de jonction, pièces maîtresses du corps, ainsi qu'une partie des ailes de la selle turcique : endosternites et endopleurites ne sont plus alors reliés entre eux transversalement (endosquelette exuvial).

Chez les deux espèces examinées par Drach, les endopleurites et les endosternites des segments locomoteurs convergent les uns vers les autres et, dans la zone de convergence, là où ils se réunissent à la lame de jonction, se trouve un prolongement, l'*aile* de la selle turcique, qui constitue une zone de raccord. Grâce aux deux lames de jonction, symétriques et continues avec la selle turcique par l'intermédiaire des ailes de cette

Source : MNHN, Paris

dernière (paraphragmes de H. Milne Edwards), tous les éléments sont solidaires : le squelette forme avec le plastron et les parois pleurales un tout continu. Cela a pour effet d'assurer à l'ensemble une plus forte cohésion et une plus grande résistance aux tensions. Les endosternites et les endopleurites des trois somites thoraciques, c'est-à-dire des maxillipèdes, ne participent pas à l'ensemble architectural formé par les lames squelettiques des segments postérieurs (Drach, 1939, p. 370).

Nous laisserons de côté ici les modalités de raccordement, de part et d'autre, des endosternites avec les endopleurites des divers segments. Nous renvoyons à H. Milne Edwards (1834 ; 1851), à Pearson (1908), à Cochran (1935) et à Drach (1939).

Drach (*ibid.*) explique bien la convergence des lames squelettiques, rencontrées chez *Maja squinado*. Pour les endosternites, dont le plan est perpendiculaire au plastron sternal, la convergence résulte de ce qu'ils sont disposés suivant des directions radiaires par rapport à la surface subcirculaire du plastron (*cf.* pl. 16, fig. 3) ; cela se reconnaît du reste à la direction des sutures sur le sternum thoracique (*cf.* pl. 16, fig. 1, 2). Pour les endopleurites, dont chacun est, à peu près, normal à la paroi pleurale, la convergence résulte de la courbure même de cette paroi, dont l'ensemble figure une portion de surface conique à axe vertical.

La disposition est un peu différente chez *Cancer pagurus*, Brachyoure plus primitif qui possède un plastron de forme ovale allongée. Les sutures à la surface du sternum thoracique sont subparallèles (pl. 9, fig. 7) ; aussi, les bords ventraux des endosternites sont-ils également à peu près parallèles (pl. 9, fig. 8) ; en revanche, leurs parties dorsales sont, du côté interne, ramenées vers la zone de convergence des endopleurites, c'est-à-dire vers les ailes de la selle turcique, par l'effet d'une courbure vers l'arrière de chaque endosternite. Drach (1939, p. 370-373) décrit, chez *Cancer pagurus*, la forme en cornet de la lame de jonction, ainsi que les endosternites et les endopleurites paraissant insérés comme des pales d'hélices qui seraient placées dissymétriquement par rapport à l'axe.

Le système intersegmentaire thoracique de *Maja squinado*, qui n'est pas un Brachyoure primitif, nous montre l'exemple d'un niveau évolutif déjà avancé : les convergences observées en sont une bonne indication. Dans le genre *Cancer*, plus primitif, les convergences sont moins accusées et la courbure de la paroi pleurale est beaucoup plus atténuée.

Nos recherches, malheureusement trop fragmentaires, ne nous ont pas permis d'étudier tous les groupes de Brachyoures. Néanmoins, nous exposerons ci-après certains des résultats auxquels nous avons abouti.

Auparavant, nous rappellerons brièvement les définitions des principales parties du système endophragmal thoracique, en nous basant sur H. Milne Edwards (1851) et surtout sur P. Drach (1939 ; 1950 ; 1971).

Endosternite thoracique : lame issue d'une double invagination à la limite de deux métamères successifs, formée à partir du plancher sternal et visible extérieurement à une ligne de suture ou un sillon sternal.

Étant doubles, les endosternites thoraciques (nous n'avons pas étudié les endopleurites) sont désignés par une double dénomination, tout comme les sutures sternales correspondantes, à savoir 4/5, 5/6, 6/7, 7/8.

Endopleurite thoracique : lame issue d'une double invagination formée à partir de la paroi pleurale, laquelle, à cet emplacement, porte un sillon.

Lame de jonction : sorte de nappe formée de deux lames tégumentaires, accolées par leur couche épicuticulaire : la dorsale est formée par le prolongement des lames endopleurales ; la ventrale, par le prolongement des lames endosternales. Elle est, en fait, constituée par des lames squelettiques appartenant en commun à deux endopleurites ou deux endosternites consécutifs. L'union des endosternites et endopleurites se fait non pas directement mais par les bords de la lame de jonction (*cf.* Drach, 1939, p. 371, 372).

Selle turcique : la surface du dernier sternite thoracique (8) peut se soulever plus ou moins verticalement et se continuer dorsalement par une formation, la selle turcique, qui constitue une sorte de plafond sur ce dernier segment thoracique et parfois aussi au-dessus du précédent. Cette selle turcique se compose de deux lames accolées et représente une invagination ; l'invagination qui lui a donné naissance est située à la limite du huitième segment thoracique et du premier segment abdominal. Sa duplicature dorsale (morphologiquement postérieure) est en continuité avec la cbitine souple de la face ventrale du premier segment abdominal ; ce segment est, du côté ventral, étroitement coapté avec la selle turcique (*cf.* Drach, 1939, p. 370-371). Les ailes de la selle turcique se placent latéralement et antérieurement, à la limite des cbambres musculaires ventrales auxquelles elles forment une sorte de toit.

Plaque médiane (ou *septum médian*) : phragme vertical médian, issu d'une invagination du plancher sternal et s'étendant en avant sur un plus ou moins grand nombre de somites. Elle est marquée sur la surface sternale par un sillon très net, la *ligne médiane*. Sur cette lame médiane se raccordent les bords internes de certains

Source : MNHN, Paris

endosternites. Quand elle est présente, avec la ligne médiane, elle donne l'impression d'une bipartition du sternum thoracique. La plaque médiane est absente chez certains Brachyoures.

Cavité arthrodiale : orifice d'insertion des appendices sur les côtés du sternum thoracique. Parfois, des éléments tégumentaires développés séparent les diverses cavités arthrodiales et rejoignent la carapace.

II. LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE CHEZ LES BRACHYOURES

Si l'on suit la classification de Balss (1957) et de la plupart des carcinologistes contemporains, qui conservent les Dromiacea et autres formes péditrèmes parmi les Brachyoures, force est de constater que, chez les divers groupes caractérisés par des orifices génitaux femelles coxaux (péditrèmes), le système endophragmal thoracique ne montre pas un plan uniforme. En revanche, si les Crabes sternitrèmes possèdent tous un squelette continu au niveau III de Drach, ils se présentent d'une façon suffisamment diversifiée pour que l'on puisse y déceler plusieurs paliers d'évolution. Seuls, quelques-uns d'entre eux, les Leucosiidae notamment, semblent se placer à part.

1. *BRACHYOURES S.L. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)*

Dromiacea

Dromiidae

Le système endophragmal des Dromiidae (pl. 21, fig. 5) est d'un type original : les liaisons comportent une soudure médiane complète avec continuité entre les diverses lames, ce qui indique un niveau évolutif assez avancé, comme l'a signalé Drach (1971, p. 290). La charpente thoracique se distingue de celle des Brachyoures « vrais », notamment : par les connections médianes en l'absence de tout septum médian comparable à celui des Brachyoures sternitrèmes (*cf.*, par exemple, pl. 14, fig. 6, *p.m.* : chez *Matuta planipes*) ; par la présence de *deux* zones de jonction (au lieu d'une seule chez les Brachyoures sternitrèmes) ; par l'absence de selle turcique [1] ; par l'existence d'une charpente squelettique relativement développée dans la région thoracique antérieure, alors qu'elle est très réduite chez les Brachyoures « vrais ».

Les « résorptions topographiquement différentielles », nécessaires au moment de l'exuviation (Drach, 1935 ; 1939 ; 1950), sont certainement différentes chez les Dromiidae de celles connues chez des Crabes comme *Cancer* ou *Maja*, puisque le squelette dromiacéen est complètement soudé médialement et possède en outre, de chaque côté, deux zones de jonction.

La convergence des lames soudées au centre en une sorte de méplat est, à notre avis, un indice du caractère apomorphe de la disposition dromiacéenne. En revanche, l'existence de lames antérieures serait un caractère plésiomorphe. Il est évident que la nature tout à fait particulière du système endophragmal des Dromiidae et la conformation du sternum thoracique sont liées.

Divers auteurs ont décrit ou figuré le système endophragmal du genre *Dromia* Weber : notamment H. Milne Edwards (1851, p. 61, pl. 9, fig. 11) ; Bourne (1922, p. 35, 40, 41, pl. 4, fig. 12, pl. 5, fig. 15, pl. 6, fig. 27) ; Gordon (1950, p. 244-251, fig. 25, pl. 1, fig. B), qui s'intéresse en premier lieu à l'endosternite 7/8, modifié chez la femelle pour la formation d'une spermathèque.

1. Pour H. Milne Edwards (1851, p. 61), dans le genre *Dromia* Weber, l'agencement des endosternites postérieurs est tel qu'il paraît « simuler une selle turcique perforée en arrière ».

Source : MNHN, Paris

Dynomenidae

Les Dynomenidae, dont nous avons examiné le système endophragmal chez plusieurs espèces, possèdent le même plan structural que les Dromiidae. La soudure médiane des lames est très accentuée. Il y a seulement des différences d'ordre mineur par rapport au squelette du genre *Sternodromia* Forest figuré ici (pl. 21, fig. 5) : elles sont liées au fait qu'un plastron plus large et à peu près horizontal s'intercale entre les péréiopodes. On constate aussi dans le genre *Dynomene* un aplatissement dorso-ventral de la charpente squelettique ; peut-être, la confluence des lames est-elle un peu moins accusée que chez les Dromiidae, ce qui serait en rapport avec la métamérisation plus régulière chez les Dynomenidae que chez cez derniers.

Le rapprochement des Dynomenidae dans la même catégorie taxonomique que les Dromiidae se justifie donc : Bouvier (1897, p. 24-27) aurait donc vu juste en considérant les Dynomenidae comme des Dromiacés primitifs.

Homoloidea

Le système endophragmal thoracique est, par certains points, à un niveau évolutif relativement peu avancé (niveau II de Drach) : les liaisons métamériques se font par engrenage, au moyen de fines indentations. En plus, l'agencement est réalisé grâce à des connections médianes situées à deux niveaux transversaux du thorax.

Le raccourcissement de l'axe céphalothoracique entraîne une condensation antéro-postérieure. Par d'autres traits, les Homoloidea semblent annoncer les Brachyoures « vrais », notamment par la présence d'une selle turcique, de « lame médiane et zones de raccord antéro-latéral avec la région de jonction des lames apodémiennes postérieures » (Drach, 1971, p. 290).

Nous avons examiné le système endophragmal dans les genres *Homola* Leach et *Paromola* Wood-Mason, chez lesquels le plan est uniforme. Le genre *Latreillia* Roux, qui est choisi par certains carcinologistes comme type d'une sous-famille spéciale à l'intérieur des Homolidae, les Latreilliinae, possède un squelette au niveau II d'évolution, c'est-à-dire avec un mode de liaison par engrenage. En raison de la forme très différente du corps, notamment de son étroitesse, chez les *Latreillia* et formes affines sans que, toutefois, le sternum thoracique soit réduit, des caractéristiques particulières sont à prévoir chez ces derniers ; seule, une étude approfondie permettra de les définir.

Gordon (1950, p. 232-244, fig. 15, pl. 1, fig. C) a décrit et figuré le squelette chez *Paromola alcocki* (Stebbing), pour montrer les modifications de l'endosternite 7/8, lieu de formation, chez la femelle, d'une spermathèque.

Raninoidea (= Gymnopleura)

Le système endophragmal des Raninoidea nous paraît, en première analyse, différent de celui des autres Brachyoures. Nous renvoyons à Bourne (1922, notamment pl. 4, fig. 9, pl. 5, fig. 14 : *Ranina* ; pl. 5, fig. 16, 17 : *Notopus*) et à Gordon (1963, fig. 13B : *Notopoides* ♀ ; 1966, fig. 2B : *Notopoides* ♂, fig. 3B : *Notopoides* ♀) pour un aperçu des caractéristiques du squelette des Raninoidea. Bien auparavant, H. Milne Enwarns (Règne Animal de Cuvier, pl. 40, fig. 1k, 1i ; 1851, p. 61) avait noté que, chez les Ranines, « tout le système endophragmal est très développé, et tient à la fois des caractères du thorax des Brachyoures ordinaires et des Macroures » ; la présence d'une selle turcique avait été observée.

Source : MNHN, Paris

AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIDAE

Le système endophragmal de ce petit groupe n'a été ni décrit ni figuré. Il semble que, là encore, le squelette soit d'un type particulier : il existe notamment un pont médian, tout à fait caractéristique, qui raccorde les endophragmes de droite et de gauche. La pauvreté du matériel que nous avons en notre possession nous empêche de préparer complètement le squelette chez l'un des rares représentants disponibles de cette famille.

TYMOLIDAE

Le système endophragmal des Tymolidae n'est pas connu. C'est surtout GORDON (1963) qui a formulé des remarques sur le sternum thoracique des représentants de cette famille (*cf.* 1963, p. 50-53, fig. 10A, B : sternum thoracique chez *Tymolus japonicus* Stimpson et *Cymonomus granulatus* Norman), mais l'anatomie du squelette n'a pas été étudiée. Le matériel insuffisant dont nous disposons ne nous permet pas d'observer l'agencement du système endophragmal dans cette famille.

2. *BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)*

Le système endophragmal des Brachyoures « vrais » est très mal connu, à l'exception d'un petit nombre de genres (*Maja, Cancer, Callinectes*, etc. : *cf. supra*).

Bien que nos recherches aient porté seulement sur quelques représentants des diverses familles, elles permettent de confirmer l'opinion de DRACH (1971, p. 289) selon laquelle le système endophragmal des Brachyoures *sensu stricto* montre une grande uniformité de plan : modes de liaison, lame de jonction, raccord des endosternites et des endopleurites, etc.

Sur ce plan très général, que nous avons évoqué dans les premières pages de ce chapitre, c'est-à-dire un *squelette continu au niveau d'évolution III de Drach (1971)*, se superposent au moins quatre stades évolutifs, propres aux Brachyoures sternitrèmes. Nous envisagerons tout d'abord ces divers stades, désignés par les lettres A, B, C, D, et cela en nous rapportant aux différents types de sternums thoraciques que nous avons décrits dans le chapitre III. Nous étudierons ensuite les rares cas de charpentes thoraciques non conformes au plan général, que nous avons rencontrés chez les Brachyoures sternitrèmes.

Nos remarques concernsnt presque exclusivement les lames endosternales et la plaque médiane, c'est-à-dire les formations qui, invaginations issues de la surface sternale, sont représentées extérieurement par des lignes de sutures ou des sillons. Nous étudions ici seulement le squelette thoracique. Par ailleurs, nous laissons de côté tout ce qui concerne les apodèmes qui, bien sûr, varient certainement beaucoup (ne serait-ce que par leurs proportions) en fonction du système appendiculaire des formes considérées.

NIVEAU III A. Squelette avec les lames endosternales complètes, parallèles, équidistantes.

Chez les Crabes dont le sternum est étroit, allongé, avec une région antérieure développée en forme d'écusson largement implanté entre les maxillipèdes externes, et dont la surface sternale est

Source : MNHN, Paris

parcourue par des lignes de suture ininterrompues, complètes, le système endophragmal thoracique est réduit en largeur, étendu en longueur et consiste en lames endosternales complètes, parallèles, à disposition uniforme, régulière. La réduction du squelette au niveau des trois premiers somites thoraciques est moins accentuée qu'on ne l'a décrit, par exemple dans le genre *Maja* Lamarck ; à l'écusson sternal correspond une charpente peu développée, certes, mais néanmoins présente. Les endosternites [1] 4/5, 5/6, 6/7 et 7/8 sont continus au travers de la cavité thoracique, avec seulement la plaque médiane (ou mieux le septum médian) qui s'intercale entre les parties droite et gauche. Les lames endosternales sont à peu près équidistantes, comme les sutures correspondantes visibles sur le plastron qui représente l'endroit précis des invaginations. On a donc un squelette régulièrement métamérisé, un peu comme chez les Astacoures, pratiquement sans convergence des endosternites, tout au moins dans leur partie basale. Les lames s'élèvent perpendiculairement au plancher sternal et c'est seulement à une certaine distance qu'elles forment des replis qui, eux, ne sont pas forcément réguliers. Cette non-convergence des endosternites reflète la non-confluence des lignes de suture qui sillonnent transversalement le plastron sternal.

Ce type de squelette endosternal thoracique correspond à notre première catégorie de plastrons, celle où les quatre sutures transversales postérieures (4/5 à 7/8) sont ininterrompues (*cf.* p. 81-86 et tableau 1). Le maintien de la métamérie initiale, la succession métamérique simple et l'absence de confluence des invaginations sont, pour nous, l'indication d'une disposition plésiomorphe. Nous la désignons comme *stade A du niveau III* ou *niveau III A*. Cette disposition peut se rencontrer chez des Brachyoures phylétiquement éloignés. Les genres que nous avons regroupés dans le tableau 1 (p. 86) appartiennent au niveau III A. Pour les genres mentionnés ci-dessous, tous au niveau III A, nous donnons une description du système squelettique endosternal, presque toujours accompagnée d'une figure.

Le genre *Corystes* Latreille (pl. 9, fig. 2 : ♂; pl. 9, fig. 3 : ♀) offre des lames endosternales continues, parallèles, équidistantes, ce qui est le fidèle reflet de la régularité des sutures sternales thoraciques (*cf.* pl. 9, fig. 1) ; une plaque médiane épaisse s'avance jusqu'à la hauteur du sternite 4 ; l'ensemble du système endophragmal est régulièrement métamérisé, sans convergence ni condensation ; la cavité thoracique est étroite et allongée. L'endosternite 4/5 forme une sorte de nappe qui s'élève verticalement : vaste et soudée médialement chez le mâle, plus étroite et interrompue chez la femelle, cette nappe divise la cavité thoracique en deux chambres, antérieure et postérieure, à savoir celle du somite 4 dont dépendent les chélipèdes, très puissants chez le mâle, et celle des somites postérieurs. Par ailleurs, chez *Corystes*, l'apophyse 3/4, très développée, se présente sous forme de deux branches confluentes chez le mâle, non jointives chez la femelle (*cf. infra*, dimorphisme sexuel). Nous interprétons comme signe de plésiomorphie le fait que, dans les somites antérieurs, le squelette soit plus développé que chez d'autres Crabes.

Gordon (1966, p. 350-353, fig. 5-6) a comparé le système endophragmal du genre *Corystes* à celui des Raninidae. Ces Crustacés ont en commun d'être fouisseurs. Pour Gordon, les Raninidae sont caractérisés par de « deep infoldings of the sternal apodemes of the posterior thoracic somites », qui se retrouvent dans le genre *Corystes* où l'on observe de « deep median infoldings of the sterna apodemes, which become progressively higher from the fifth to the eighth thoracic somites » (Gordon, 1966, p. 350). Cette conformation serait le résultat de l'adaptation à la vie fouisseuse.

Le genre *Thia* Leach (pl. 9, fig. 9) possède un squelette endophragmal très étroit, d'une simplicité métamérique remarquable, avec des lames endosternales jointives médialement à l'emplacement de l'invagination de la plaque médiane, parallèles et divisant la cavité thoracique en compartiments segmentaires bien séparés. Pour le raccord avec les endopleurites, par l'intermédiaire de la lame de jonction, il n'y a qu'une faible convergence. Les somites sont tout à fait individualisés et l'organisation est régulière.

La disposition est sensiblement la même dans le genre *Atelecyclus* Leach, chez lequel nous avons

1. Voir les généralités sur le sternum thoracique (chapitre III) et, notamment pour la numérotation des endosternites, se reporter à la page 71.

Source : MNHN, Paris

observé des lames endosternales continues, se rejoignant sur une puissante lame médiane qui se prolonge au niveau du sternite 4 par une forte crête.

Les endosternites du genre *Pilumnoides* Lucas (pl. 12, fig. 3) sont également complets, les lames symétriques de l'endosternite 4/5 s'abaissant un peu vers les lames de l'endosternite 5/6. Les endosternites sont peu visibles sur la photographie que nous publions car ils sont cachés par le repli médian, très large et s'étendant obliquement, que forme l'endosternite 4/5. La plaque médiane est élevée.

Dans le genre *Carpilius* Leach (pl. 10, fig. 3), les lames endosternales 4/5 à 7/8 sont continues (une large barre sépare les lames symétriques 4/5 et, à un moindre degré, les lames 5/6), parallèles, hautes et épaisses, implantées sur le septum médian fort saillant ; elles se continuent par des replis dirigés obliquement, chaque repli formant une sorte de toit pour le suivant.

Dans le genre *Cancer* Linné (pl. 9, fig. 8), le système endophragmal thoracique se trouve au stade A, mais il y a une convergence accusée des lames 4/5 vers les lames 5/6, ce qui se traduit nettement sur le plastron par un creux au milieu de la suture 4/5.

Dans sa monographie sur *Cancer pagurus* Linné, Pearson (1908, p. 31-40, fig. 5-6, pl. 3, fig. 18) a décrit le système endophragmal thoracique de cette espèce. Drach (1939, p. 371-373, pl. 6, fig. 27-30, pl. 7, fig. 31-33) fait observer que, « en raison de la forme ovale allongée du plastron sternal, les bords ventraux des endosternites sont à peu près parallèles ; mais leurs parties dorsales sont, du côté interne, ramenées vers la zone de convergence des endopleurites par l'effet d'une courbure vers l'arrière de chaque endosternite » (Drach, 1939, p. 371).

Le genre *Daira* de Haan (pl. 17, fig. 6) a un système endophragmal qui se situe au niveau III A mais il y a une légère discontinuité médiane des endosternites 4/5 et 5/6.

Dans le genre *Kraussia* Dana (pl. 11, fig. 7), la cavité thoracique est longue et étroite, les endosternites sont tous continus, avec des replis développés sur les lames 4/5 et 5/6 ; l'apophyse 3/4 est largement étalée. C'est également au niveau III A que nous attribuons le genre *Paraxanthus* Lucas, dont le plastron sternal (fig. 22B) est analogue à celui de *Kraussia* (fig. 22A) (*cf. infra*).

Comme on le voit sur le tableau 1 (p. 86), les genres que nous situons au niveau III A de système endophragmal appartiennent à des familles différentes, à des groupes sans liens phylétiques étroits. Le caractère plésiomorphe du squelette au stade A ne peut être utilisé comme preuve de l'origine commune des Crabes qui le possèdent ; il peut servir seulement à déterminer leur ancienneté phylogénétique relative, c'est-à-dire par rapport aux genres appartenant à la même lignée.

NIVEAU III B. Squelette avec les lames endosternales 4/5, 5/6, 6/7 *incomplètes et avec la lame endosternale* 7/8 *complète ; endosternites plus ou moins convergents ; formes initiales de condensation du squelette.*

Corrélativement à l'élargissement et au tassement du plastron, c'est-à-dire au processus de carcinisation, la fusion segmentaire, déjà réalisée dans les somites antérieurs du thorax, gagne les somites postérieurs, à savoir les somites locomoteurs. Les phragmes endosternaux invaginés à la limite de deux métamères s'interrompent médialement. Le raccourcissement de l'axe céphalothoracique se traduit par une condensation du squelette, par une convergence accusée des lames. La segmentation primitive disparaît dans la zone médiane, qui devient plus ou moins largement indivise. Dans une première étape, c'est la suture 4/5 qui s'interrompt médialement, puis c'est le tour de la suture 5/6, enfin celui de la suture 6/7. Il est évident que nous sommes en présence de plusieurs paliers évolutifs, mais une certaine unité du plan justifie néanmoins de les grouper dans un seul stade, que nous désignons comme *stade B du niveau III* ou *niveau III B*.

Lorsque les lames d'un même endosternite s'interrompent médialement, elles peuvent s'appuyer, dans certains cas, sur la saillie plus ou moins élevée que forme intérieurement la cavité sterno-abdominale. Le fond de cette cavité se présente souvent comme une sorte de barre, localement surmontée par le septum médian qui occupe un nombre variable de somites selon les Crabes considérés.

Source : MNHN, Paris

Nous avons reconnu le premier palier du niveau III B dans le genre *Actumnus* Dana *pro parte* (Xanthidae) et dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 6) (Calappidae), genres chez lesquels, seul, l'endosternite 4/5 est incomplet.

Parmi les genres que nous classons au niveau III B, les plus nombreux sont ceux dont les endosternites 4/5 et 5/6 sont interrompus. C'est le cas du genre *Perimela* Leach (Cancridae) et des genres *Nautilocorystes* H. Milne Edwards et *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (Corystidae). Le squelette du genre *Peltarion* Jacquinot (pl. 11, fig. 1, 2) (Atelecyclidae) nous montre les parties droite et gauche des lames endosternales 4/5 et 5/6 s'appuyant sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale.

Chez tous les Xanthidae que nous avons examinés (sauf certains *Actumnus*), les endosternites 4/5 et 5/6 sont incomplets et plus ou moins fortement confluents. Ainsi se présentent : les Menippinae (pl. 12, fig. 2 : *Menippe mercenaria* ; pl. 12, fig. 6 : *Eriphia spinifrons*) ; les Pilumninae ; les Xanthinae (pl. 11, fig. 8 : *Cycloxanthops sexdecimdentatus* ; pl. 11, fig. 9 : *Xantho incisus incisus*) ; les Platyxanthinae (pl. 12, fig. 9 : *Platyxanthus* A. Milne Edwards) ; les Actaeinae ; les Polydectinae ; les Trichiinae ; les Trapeziinae (pl. 12, fig. 8 : *Trapezia* Latreille).

Parmi les Oxystomata (*sensu* Balss, 1957), les Calappidae Calappinae (pl. 14, fig. 3 : *Calappa granulata*) possèdent également des lames endosternales 4/5 et 5/6 interrompues, 6/7 et 7/8 complètes, seulement séparées par la plaque médiane.

Ce type de disposition caractérise aussi les Parthenopidae *pro parte* (notamment le genre *Daldorfia* Rathbun et ses alliés, y compris le genre *Dairoides* Stebbing : pl. 17, fig. 11), les Parthenoxystomata et les Bellioidea *pro parte* (pl. 27, fig. 1 : *Corystoides* Lucas ; pl. 27, fig. 3 : *Acanthocyclus* Lucas).

Le genre *Geryon* Krøyer (pl. 19, fig. 3) (Geryonidae) est au stade le plus avancé du niveau III B : l'endosternite 6/7 s'interrompt à son tour et il n'y a plus que l'endosternite 7/8 qui soit continu.

Le niveau IIf B caractérise les genres et familles que nous avons regroupés dans le tableau 2 (p. 99).

NIVEAU III C. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et plus ou moins confluentes ; condensation accusée.

Lorsque, dans le thorax, la fusion touche tous les somites, tous les endosternites deviennent incomplets. C'est ainsi que la lame endosternale 7/8 s'interrompt, de façon analogue aux lames précédentes. Cette disposition correspond à un élargissement du corps, plus précisément du sternum thoracique, et à une condensation accusée des diverses structures.

La majorité des Crabes « vrais » possèdent un squelette que nous classons au niveau III C. Ils sont énumérés dans le tableau 3 (p. 118).

Parmi les Bellioidea, les genres *Bellia* H. Milne Edwards (pl. 27, fig. 2) et *Heterozius* A. Milne Edwards (pl. 27, fig. 4) ont un système endophragmal thoracique avec tous les endosternites interrompus médialement. Il y a fusion de tous les somites locomoteurs, 4 à 8. L'examen comparatif du squelette chez les quatre genres de Bellioidea (pl. 27, fig. 1-4) fait découvrir une différence dans le niveau évolutif : *Corystoides* et *Acanthocyclus* sont moins avancés (stade B) que *Bellia* et *Heterozius* (stade C). Les particularités endophragmales de ces quatre genres confirment la filiation que nous avons établie, en nous fondant sur d'autres caractères et en montrant que certains traits communs à *Bellia* et à *Corystoides* résultent de leur vie fouisseuse.

Tous les Portunidae appartiennent au stade C.

Chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 3), les lames endosternales symétriques 4/5 et 5/6 prennent appui sur l'épaississement médian correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale. Les lames invaginées à l'emplacement de la suture 6/7 sont un peu plus rapprochées médialement et confluent légèrement vers l'avant. Les lames endosternales 7/8 se rejoignent au bas de la plaque médiane, qui est élevée, et convergent vers l'avant.

Chez la plupart des Crabes nageurs, le système endophragmal subit des transformations liées à une augmentation de la musculature (surface d'insertion des muscles plus vaste ; disposition particulière, surtout en raison de la conformation des p5). Par ailleurs, on observe chez de nombreux

Source : MNHN, Paris

Portunidae une caractéristique : après que les lames endosternales postérieures se soient interrompues, elles se prolongent par des crêtes basses, visibles extérieurement par des sillons.

Dans le genre *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 6), les lames droite et gauche des endosternites 4/5 et 5/6 s'appuient sur l'épaississement médian formé par le fond de cavité sterno-abdominale ; l'endosternite 6/7 est représenté par deux lames nettement plus écartées l'une de l'autre et qui, après leur interruption, se continuent par une crête. Les deux lames de l'endosternite 7/8 sont encore plus éloignées l'une de l'autre, mais elles se prolongent jusqu'à la plaque médiane par une crête. La selle turcique est très étroite.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 9), la disposition est à peu près similaire : lames endosternales 4/5 et 5/6 hautes et s'appuyant sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale ; lames endosternales paires 6/7 plus basses et se prolongeant, après leur interruption, par une crête qui remonte nettement vers l'avant ; lames endosternales 7/8 écartées et ne se prolongeant par aucune crête. Pour plus de détails concernant le squelette du genre *Callinectes*, nous renvoyons à l'étude de Cochran (1935, p. 49-52, fig. 17-18) ; la complexité du système endophragmal thoracique est mise en rapport avec le développement de la cinquième paire de périéiopodes en de puissantes pattes natatoires et, par conséquent, avec l'augmentation des attaches musculaires ainsi qu'avec leur insertion particulière.

Parmi les Oxystomata (*sensu* Balss, sauf Raninidae et Tymolinae), les Dorippidae et le genre *Orithyia* ont un squelette au niveau III C. En revanche, les Leucosiidae offrent un système endophragmal complexe qui diffère de celui des autres Brachyoures (*cf. infra*).

Dans le genre *Dorippe* Weber (pl. 19, fig. 10), tous les somites se sont fusionnés et toutes les lames endosternales sont interrompues ; l'interruption est plus poussée au niveau des endosternites 4/5 et 5/6 qu'au niveau des endosternites les plus postérieurs.

Le genre *Orithyia* Fabricius possède un système endophragmal particulier : toutes les lames sont discontinues ; en outre, l'invagination endosternale 5/6 se termine par une poche, ce qui indique un écartement des lames à leur terminaison ; de même, l'invagination 6/7 se compose de deux lames se terminant par une poche en doigt de gant, très allongée, presque aussi proéminente que la lame médiane qui s'élève juste en arrière.

Tous les Majidae possèdent un système endosternal au niveau III C. Toutes les lames endosternales sont interrompues et convergentes dans le genre *Maja* Lamarck (*cf.* Drach, 1939, pl. 6, fig. 25, 26 ; Gordon, 1963, fig. 14B ; présent travail, pl. 16, fig. 3), comme dans le genre *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 9).

La disposition est similaire chez les Parthenopidae.

Envisageons maintenant le cas des Brachyoures à orifice génital mâle sternal, à savoir des formes dont le sternite 8 est très élargi.

Chez les Ocypodidae, plus précisément dans le genre *Ocypode* Weber (pl. 18, fig. 8), l'endosternite 4/5 se compose de deux lames relativement peu écartées ; les endosternites postérieurs ont leurs extrémités internes plus éloignées.

Dans les quatre sous-familles qui composent la famille des Grapsidae, le système endophragmal est caractérisé par des endosternites interrompus médialement. Chez *Grapsus* (pl. 20, fig. 3), les extrémités des lames 4/5 et 5/6 s'appuient sur la barre formée par le fond de la cavité abdominale ; celles de l'endosternite 6/7 sont plus rapprochées avec, juste en arrière, une haute lame médiane qui s'étend sur les somites 7 et 8. Chez *Sesarma* Say *s.l.* (pl. 20, fig. 7), la disposition est analogue mais une singularité réside dans la plaque médiane qui est formée non pas d'une seule lame mais de deux lames successives : une plaque médiane antérieure sur la partie postérieure du somite 5 et tout au long du somite 6 ; une plaque médiane postérieure à la hauteur des somites 7 et 8. Chez *Varuna* H. Milne Edwards (pl. 20, fig. 6), les deux lames symétriques de l'endosternite 5/6 s'incurvent beaucoup vers le haut en confluant par une crête cornée vers la lame endosternale 4/5 du même côté ; les deux lames endosternales symétriques 6/7 sont éloignées de la plaque médiane mais se prolongent par une crête sclérifiée jusque sur les flancs de cette dernière ; les lames endosternales 7/8 s'interrompent assez loin de la plaque médiane. Dans le genre *Varuna*, la plaque médiane est double, mais les deux lames successives sont jointives, au lieu d'être séparées comme dans le genre *Sesarma*.

Chez les Gecarcinidae, l'architecture squelettique se présente sous forme de lames très épaisses,

Source : MNHN, Paris

le tout constituant une charpente extrêmement solide, en rapport avec la locomotion marcheuse et la vie terrestre qu'ont adoptées ces Brachyoures. Certes, la grande taille qu'atteignent la plupart des « Crabes de terre » a joué un rôle dans la formation d'un tel squelette.

Chez *Gecarcinus* Leach (pl. 19, fig. 12), la disposition des endosternites est comme suit : endosternite 4/5 incomplet ; endosternite 5/6 formé de deux lames interrompues, se continuant médialement par une petite crête sclérifiée ; endosternite 6/7 également incomplet et se prolongeant par une crête, convergeant vers celle qui lui est symétrique ; endosternite 7/8 plus court, très postérieur.

Les Pinnoteridae, dont les représentants possèdent un sternum thoracique plus ou moins large, montrent, corrélativement, une configuration variable des lames endosternales : elles sont plus ou moins écartées et plus ou moins confluentes. Chez *Pinnixa* White, la confluence des endosternites 4/5 et 5/6 est très nette de part et d'autre dans la cavité thoracique ; l'interruption est plus accusée entre les lames 6/7 et, surtout, 7/8.

Le cycle biologique de certains Pinnoteridae comporte un « stade dur » (« hard stage »), caractérisé par des modifications adaptatives en vue de la nage, notamment un tégument solide et une pilosité spéciale sur les pattes : le Crabe nage alors librement et cherche un hôte (« invasive stage »). Christensen et McDermott (1958, p. 152) indiquent que ce stade particulier est doté, chez *Pinnoteres ostreum* Say, de « two cylindrical rods connecting the dorsal and ventral sides of the body. Thus the rods account for a considerable part of the endophragmal skeleton. The rods are firmly embedded in the sternum but disconnect rather easily from the carapace ». Hartnoll (1971, p. 41) précise que ces « stout cylindrical endophragmal rods connect the carapace and sternum to act as additional attachments for the swimming muscles ». Une telle disposition existe aussi chez *Fabia subquadrata* Dana (*cf.* Pearce, 1966, p. 7 ; Hartnoll, 1972*a*, p. 475).

Les Retroplumidae, caractérisés par un sternite 8 réduit et sur lequel s'articule un péréiopode 5 atrophié (*cf.* p. 114, fig. 30C-F), possèdent sans doute un système endophragmal au niveau III C. Faute d'avoir pu examiner par dissection l'organisation interne des Crabes de cette famille, nous arrivons à cette hypothèse en interprétant le tracé des sutures sternales thoraciques. Il est sûr que les endosternites 4/5 à 7/8 sont incomplets, avec leurs extrémités internes séparées par un espace relativement large ; néanmoins, ils doivent s'étendre jusque dans la partie correspondant intérieurement au fond de la cavité sterno-abdominale. L'absence de ligne médiane sur le plastron sternal est l'indication de l'absence de plaque médiane. Enfin, la disposition particulière du sternite 8 doit, bien probablement, entraîner intérieurement une conformation spéciale de la zone où, chez les autres Crabes, se trouve la selle turcique ; il est fort probable que les Retroplumidae n'ont pas de selle turcique.

Les Hexapodidae sont des Brachyoures hexapodes puisque la dernière paire de péréiopodes a disparu ; mais le nombre de métamères thoraciques est « normal », le sternite 8 étant présent et ayant seulement glissé en grande partie sous la carapace (*cf.* p. 114-118, fig. 32, 33E-F). Sans doute, le système endophragmal est-il au niveau III C ; tous les endophragmes sont largement interrompus dans la zone médiane. Nous n'avons pu observer aucun squelette d'Hexapodidae. Mais il est évident que la disposition tout à fait inhabituelle du sternite 8 correspond à une structure interne particulière. Il sera très intéressant de connaître l'anatomie squelettique dans cette famille.

NIVEAU III D. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et confinées latéralement, d'où l'existence d'une très large zone médiane indivise.

Deux familles, au moins, entrent dans cette catégorie, les Palicidae et les Hymenosomatidae.

Les Palicidae ont plusieurs particularités, notamment la dernière paire de péréiopodes réduite et en position dorsale. Leur sternum thoracique est extrêmement élargi en arrière des chélipèdes (*cf.* p. 111-113, fig. 30G, 31 ; pl. 24, fig. 9). Le système endophragmal thoracique (pl. 19, fig. 5) présente des lames endosternales (surtout 5/6 et 6/7) localisées seulement sur les bords de la cavité thoracique ; au milieu, l'espace est totalement indivis, dénué de formations squelettiques, à l'exception d'une plaque médiane élevée qui s'étend du somite 4 au somite 8. Il n'y a pas de selle turcique, toute la région postérieure étant modifiée par suite de l'atrophie des pō et de la conformation spéciale du dernier segment thoracique.

Source : MNHN, Paris

Chez les femelles postpubérales de Palicidae, nous avons observé à la partie postérieure de la surface sternale externe deux orifices, analogues à ceux découverts par Drach (1955) chez les Leucosiidae et qui relient la cavité incubatrice à la cavité branchiale. « Un transit d'eau est réalisé entre la partie postérieure de la cavité branchiale et la cavité abdomino-sternale grâce : 1° à un canal de communication entre ces deux cavités ; 2° à un organe fonctionnant comme pompe foulante, situé dans la cavité branchiale » (Drach, 1955, p. 2000). Ce mécanisme de renouvellement d'eau et d'oxygène autour de la ponte n'est donc pas l'apanage des seuls Leucosiidae, chez lesquels la cavité incubatrice est presque toujours pratiquement close (*cf.* p. 145-147, 161, pl. 25, fig. 10-13). Il y a mise en place d'un organe similaire chez d'autres Crabes à abdomen très élargi, certes, mais ni complètement accolé à la surface sternale, ni parfaitement emboîté dans la muraille épisternale. Il faudra disséquer la région du sternite 8 pour comparer soigneusement le dispositif des Palicidae à celui des Leucosiidae. Il est probable que la même fonction, véritable innovation physiologique, intervient chez d'autres familles de Brachyoures à cavité incubatrice très développée.

Les Hymenosomatidae sont des Crabes aplatis, au test mince et peu calcifié (d'où leur nom dérivé du grec : *hymen* = *membrane*). Ils possèdent un système endophragmal thoracique au niveau III D. Nous avons précédemment indiqué (p. 110) que, sur le sternum thoracique extrêmement élargi et au sternite 8 développé (fig. 30A : *Halicarcinus* ; pl. 20, fig. 8 : *Elamena*), les sutures, toutes incomplètes, étaient confinées sur les bords du plastron et disposées obliquement. Intérieurement, la disposition est la même : tous les endosternites sont réduits à leur portion latéro-externe ; la région centrale de la cavité thoracique est indivise, dénuée de septum médian (le bombement médian correspond à la voûte de la cavité sterno-abdominale). La métamérisation primitive n'est donc que partiellement préservée. Les chambres latérales cloisonnées par les endophragmes apparaissent vraiment comme un prolongement des appendices : cela est très net sur la figure 8 de la planche 22. Il n'y a pas de différence dans la morphologie du système endophragmal chez *Halicarcinus* (pl. 20, fig. 11) et chez *Elamena* (pl. 20, fig. 9, 10). Dans ce dernier genre, l'endosternite 4/5 est surmonté par un vaste repli foliacé ; l'apophyse 3/4 est également très étalée. Ce squelette faiblement développé correspond, du point de vue fonctionnel, au corps flexible et léger des Hymenosomatidae.

III. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES MICTYRIDAE (BRACHYOURES STERNITRÈMES)

Les Mictyridae, Brachyoures profondément modifiés par leurs habitudes fouisseuses, locomotrices et, surtout, alimentaires, possèdent un corps ovalaire et bombé, ainsi que de vastes maxillipèdes, fortement convexes (*cf.* p. 107-109). Pendant la marche qui se fait non pas latéralement mais vers l'avant, les « Crabes soldats » tiennent leur céphalothorax presque vertical et surélevé par rapport au sol, en s'appuyant sur la pointe du dactyle des quatre paires de pattes ambulatoires (Cameron, 1966, fig. 1). Ils habitent les plages sableuses où ils creusent des terriers élaborés. Leur comportement (nombreuses phases grégaires et rituels complexes) dénote un haut niveau d'évolution.

Le plastron sternal thoracique (*cf.* fig. 29A-B : *Mictyris longicarpus* Latreille) présente deux parties distinctes, séparées par une forte dénivellation : en avant de p1, de part et d'autre de l'écusson terminal qui se rabat vers l'arrière, se trouvent deux zones excavées sur lesquelles reposent les maxillipèdes externes (fig. 29B) ; la partie postérieure aux chélipèdes, moins modifiée, est parcourue de sutures toutes interrompues médialement et disposées obliquement, de telle façon qu'elles convergent vers le milieu du plastron (fig. 29A).

Le système endophragmal thoracique (pl. 19, fig. 6) est compliqué, d'un type spécial que nous n'avons rencontré chez aucun autre Brachyoure. On peut cependant le considérer comme analogue à un squelette du niveau III C, les endosternites étant tous incomplets et disposés radialement. Une proéminence marquée correspond intérieurement à la dénivellation antérieure mentionnée ci-dessus. Le retournement de la pointe antérieure du plastron modifie l'avant de la cavité thoracique. Le raccord des endosternites et des endopleurites se réalise de façon particulière, avec la constitution d'une sorte de muraille continue, parcourant latéralement et postérieurement la cavité thoracique. Il semble

Source : MNHN, Paris

que le phragme s'élevant longitudinalement au milieu du somite thoracique 4 correspond à un rudiment de plaque médiane. La région postérieure est conformée d'une façon inhabituelle, sans une selle turcique comparable à celle des autres Brachyoures.

IV. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES LEUCOSIIDAE (BRACHYOURES STERNITRÈMES)

Les Leucosiidae examinés possèdent un système endophragmal thoracique qui, tout en ayant une conformation brachyourienne, ne peut être assimilé à celui d'aucun autre groupe de Crabes. Tous les endosternites étant médialement interrompus, cette disposition correspondrait, dans la phylogenèse, à celle d'un squelette au niveau III C, avec zone médiane indivise occupée par le fond bombé de la cavité sterno-abdominale, sans septum médian ni selle turcique de type habituel (pl. 15, fig. 4 : *Leucosia*). Chez la *Leucosia* figurée ici, on notera le fort éperon qui s'élève à l'extrémité interne de chacune des deux lames endosternales 4/5.

V. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE ILLUSTRANT L'ÉVOLUTION DU SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

En utilisant les caractéristiques du système endophragmal thoracique, il nous est possible de construire une morphocline orientée, ce qui permet de déterminer le sens de l'évolution dans une lignée de Xanthidae.

Du côté plésiomorphe se situe le genre *Kraussia* Dana (pl. 11, fig. 7), au système squelettique allongé et étroit, régulièrement métamérisé, aux endosternites 4/5 à 7/8 ininterrompus. Comme nous l'avons déjà montré précédemment, il appartient au niveau III A. Des replis médians foliacés surmontent les endosternites 4/5 et 5/6 ; une apophyse se développe en avant (apophyse 3/4) sous forme de deux vastes lames.

A proximité du genre *Kraussia* se place le genre *Paraxanthus* Lucas, qui possède sensiblement le même système endophragmal thoracique. Nous avons déjà noté (p. 86) que le plastron sternal était similaire dans ces deux genres, celui de *Paraxanthus* (fig. 22B) étant seulement un peu plus élargi en avant que celui de *Kraussia* (fig. 22A). Le squelette de *Paraxanthus* est donc au niveau III A, avec des endosternites tous continus, régulièrement disposés, parallèles, sans confluence.

Le genre *Cyclozanthops* Rathbun (pl. 11, fig. 8) présente une conformation squelettique un peu plus avancée, correspondant au stade B du niveau III. Le squelette, encore étroit, est formé d'endosternites équidistants et subparallèles, dont les deux premiers sont interrompus, quoique faiblement, entre les lames symétriques et forment (surtout 4/5) de vastes replis médians. L'apophyse 3/4 est composée de deux lames étendues, presque jointives médialement.

C'est également au niveau III B que se situe le genre *Xantho* Leach (pl. 11, fig. 9) : les endosternites 4/5 et 5/6 sont incomplets et, en plus, confluents. L'ensemble du squelette est nettement élargi et plus « ramassé » que chez les genres précédents. La selle turcique est également plus large et plus courte. C'est surtout au-dessus de l'endosternite 4/5 que s'élève un large repli médian. Les deux lames de l'apophyse 3/4 sont plus étroites et plus écartées.

Ces quatre genres, dont les liens de parenté peuvent être démontrés par l'établissement de morphoclines fondées sur divers autres caractères, doivent être considérés comme les membres d'un groupe naturel.

Qu'il soit rangé dans les Corystoidea pour composer, avec le genre *Thia* Leach, la famille des Thiidae (*cf.* Bouvier, 1942, p. 48), ou qu'il soit attribué aux Atelecyclidae et également rapproché du genre *Thia* pour former la sous-famille des Thiinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1635), le genre *Kraussia* occupe une place à part dans les classifications des carcinologistes. Or, n'ayant décelé aucun rapport étroit entre *Thia* et *Kraussia*, nous proposons de dissocier ces deux genres.

Source : MNHN, Paris

Pour montrer leur dissemblance profonde, il suffit de mentionner ici, à titre d'exemple, les différences concernant les pléopodes sexuels mâles. Dans le genre *Thia*, le pl1 (fig. 65A, A1), muni d'une ouverture apicale, offre une ornementation consistant en tubercules ; le pl2 (fig. 65B) est faiblement incurvé, grêle et un peu allongé, avec un stylet bifide, la pointe la plus longue étant subdroite. Dans le genre *Kraussia*, le pl1 (fig. 65C, C1, C2) est très allongé et étroit, avec une ouverture latérale, ornée de soies courtes et recourbées, suivies plus bas de soies beaucoup plus longues ; le pl2 (fig. 65D) est fortement incurvé, court et se prolonge, après une suture nette, par un stylet simple, large à la base, s'amincissant progressivement jusqu'à l'extrémité.

Les caractéristiques des pléopodes indiquent, à notre avis, d'une part que *Thia* est un Crabe tout à fait distinct de *Kraussia* et se rapproche peut-être de certains Corystoidea (comme l'avait déjà interprété Bouvier en 1942) ; d'autre part, que *Kraussia* appartient aux Xanthidae, groupe dans lequel il s'apparente étroitement au genre *Paraxanthus*.

Le genre *Paraxanthus* est considéré comme un Xanthinae (*cf.* Balss, 1957, p. 1649). Sans que ce soit complètement explicité dans la littérature carcinologique, *Paraxanthus* est associé à deux autres genres, *Platyxanthus* A. Milne Edwards et *Homalaspis* A. Milne Edwards (*cf.* Rathbun, 1930, p. 234 dans la clef, et p. 279-289). Nous avons déjà fait ressortir que, seul, un habitus analogue était à l'origine du rapprochement de ces genres (*cf.* Guinot, 1968*a*, p. 695-699). *Platyxanthus*, *Homalaspis*, ainsi qu'un troisième genre peu connu, *Pelaeus* Eydoux et Souleyet, doivent être isolés dans un groupement spécial, les Platyxanthinae Guinot, 1977. En revanche, *Paraxanthus* nous paraît directement apparenté à de vrais Xanthinae *s. str.* tels que *Cycloxanthops* et *Xantho*. Si l'on reprend comme précédemment l'exemple des pléopodes sexuels, on s'aperçoit immédiatement des similitudes dans l'armature génitale ; le pl1 est pareillement conformé, avec des soies recourbées en crosse au voisinage de l'ouverture (Guinot, *loc. cit.*, fig. 45 a-c : *Paraxanthus* ; fig. 13 a-b, 14 a-c, 15 a-b : *Cycloxanthops* ; fig. 26 : *Xantho*) ; le pl2 de ces trois genres est homomorphe (Guinot, *loc. cit.*, fig. 46 : *Paraxanthus*). Très différents sont les pléopodes 1 et 2 des Platyxanthinae (*cf.* p. 241). En bref, selon nous, *Paraxanthus* relie *Kraussia* aux genres tels que *Cycloxanthops*, *Xantho* et autres genres voisins.

Pour conclure, l'analyse morphologique du système endophragmal thoracique confirme le regroupement des quatre genres en question, fondé sur l'examen d'autre caractères, et, de surcroît, permet d'établir la direction anagénétique : *Kraussia* → *Paraxanthus* → *Cycloxanthops* → *Xantho*. Cela nous paraît fondamental pour la reconnaissance taxonomique d'une lignée particulière de Xanthidae, les Xanthinae *s.str.* Ces quatre genres sont les maillons d'une chaîne qu'il est facile de compléter en y adjoignant les nombreux genres plus ou moins traditionnellement reliés à *Xantho* (*cf.* Guinot, 1968*a*).

VI. INFLUENCE DU MODE DE VIE, DIMORPHISME SEXUEL, CAS PARTICULIERS ET CONCLUSIONS SUR LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

Le système squelettique est l'axe autour duquel se construit l'animal ; les transformations périphériques ne peuvent l'atteindre que dans une mesure limitée. Profondément ancré dans le patrimoine génétique, le plan général de la charpente endophragmale évolue dans une direction déterminée à l'intérieur de chaque lignée et, chose fort intéressante pour le taxonomiste, il semble relativement peu affecté par les particularités du mode de vie de chaque espèce. Une restructuration complète ne paraît pas être possible par la seule influence des phénomènes adaptatifs. Cependant, des modifications morphologiques mineures peuvent intervenir, et on les constate effectivement lorsque l'on passe en revue les divers types de Brachyoures.

Le but des recherches dont les résultats, en quelque sorte préliminaires, sont consignés dans ce chapitre, consiste à mettre en valeur l'importance taxonomique du sternum thoracique. N'ayant porté que sur des spécimens épars, non nécessairement les plus représentatifs de toutes les familles, et n'ayant pas toujours

Source : MNHN, Paris

été assortie des dissections indispensables, notre étude n'ambitionne pas la solution des divers problèmes soulevés mais se présente comme un point de départ. C'est un survol, qui voudrait ouvrir quelques horizons nouveaux.

Les modifications les plus importantes que l'on peut attribuer à un mode de vie spécial se trouvent chez les Mictyridae (*cf.* p. 107-109), l'une des rarissimes familles brachyouriennes n'ayant pas un système endophragmal conforme au plan habituel. Par certaines autres caractéristiques apomorphes, ce groupe paraît être l'aboutissement d'une lignée à part.

Voyons dans quelle mesure le système endophragmal est adapté, par des modifications mineures, aux habitudes fouisseuses, marcheuses, nageuses.

Pour des raisons évidentes, nous ne nous attardons pas sur les différences concernant les apodèmes : ces palettes flexibles, portant les insertions mobiles des appendices locomoteurs (*cf.* p. 251), sont directement impliquées dans toute activité musculaire ; leur morphologie est donc fortement influencée par le mode de vie. La spécialisation des appendices entraîne nécessairement une différenciation des apodèmes.

Moins plastiques sont les endophragmes, rigides, qui servent d'insertion fixe aux muscles moteurs des articles proximaux des péréiopodes.

Après Bourne (1922), Gordon (1966, p. 350) a mis en rapport certaines particularités du squelette des Raninidae avec leurs mœurs fouisseuses. Allant plus loin, cet auteur voit quelques similitudes dans les formations squelettiques des Raninidae et celles du genre *Corystes*, Crabes phylogénétiquement très éloignés mais adaptés à une vie également fouisseuse : les replis médians foliacés, très développés, qui surmontent les endosternites proviendraient d'une telle adaptation. Sans vouloir réfuter l'hypothèse de Gordon, nous ferons remarquer que des replis foliacés, certes plus ou moins étalés et plus ou moins étendus médianlement, existent chez de nombreux Crabes non fouisseurs. Seule, une étude détaillée permettra de déterminer les liens entre le développement de replis foliacés et le mode de vie. Pour notre part, nous avons étudié surtout la disposition des endosternites dans leur partie basale, c'est-à-dire à l'endroit des invaginations de l'exosquelette sternal. Cette structure nous a paru la moins affectée par le mode de vie.

Deux parties anatomiques, la plaque médiane et la selle turcique, ont été insuffisamment étudiées dans la partie systématique de ce chapitre et, vu leur importance pour les questions évoquées, nous en ferons un examen rapide.

Plaque médiane.

On ne connaît pas bien le rôle exact de la plaque médiane, invagination longitudinale de l'exosquelette. D'après Cochran (1935, p. 52), ce septum servirait exclusivement « as a place of origin for branches of the four basal muscles of the telopodite of the fifth pereiopod. Some part of each of these muscles originates upon the median plate, although none of the muscles originates entirely upon it ». Pour cet auteur, le squelette est modifié chez *Callinectes* en raison de la transformation des p5 en pattes nageuses et, corrélativement, du développement de muscles plus puissants et différemment conformés.

Daprès nos observations, lorsque les endosternites sont complets, c'est-à-dire traversent la cavité thoracique, généralement un septum médian s'intercale perpendiculairement à eux, au milieu de la cavité. Lorsque les endosternites s'interrompent médialement, le septum médian « recule », ne se trouve plus qu'à la hauteur des somites non encore fusionnés ; c'est de part et d'autre de la saillie ou du méplat formé par le fond de la cavité sterno-abdominale que s'appuient les endosternites correspondant aux somites fusionnés. Il semble que le septum médian disparaisse au fur et à mesure que les endosternites 4/5 à 7/8 s'interrompent et qu'une zone indivise prend place : finalement, le milieu de la cavité thoracique ne possède plus aucune formation squelettique (Retroplumidae, Hymenosomatidae). Mais les lames endosternales peuvent être écartées tout en étant accompagnées d'un septum médian très élevé (Palicidae). On ne peut donc pas, dans tous les cas, mettre en rapport le vaste espacement entre les lames endosternales et l'absence de plaque médiane. On constate que la plaque médiane est le plus souvent présente, et développée, à l'endroit où les endosternites sont ininterrompus : elle semble constituer dans ce cas une zone de renforcement. Elle évolue donc, au moins partiellement, de manière

Source : MNHN, Paris

parallèle aux endosternites, c'est-à-dire qu'elle disparaît d'avant en arrière au cours du processus de fusion des somites successifs. Mais il faut se garder de généraliser puisque — on l'a vu — les Palicidae, à somites tous fusionnés, présentent un septum médian très élevé.

Il faudra étudier ce qui se passe lorsque la plaque médiane s'interrompt à un endroit pour se continuer ensuite.

Citons d'abord le cas du genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards, dont le plastron sternal (fig. 20B), très étroit et allongé, n'offre pas une véritable cavité sterno-abdominale : il y a seulement un creux prononcé le long de l'axe longitudinal. Les sutures sternales 4/5 et 5/6 sont interrompues mais leurs extrémités internes demeurent très faiblement séparées et s'enfoncent profondément dans la zone médiane. Au sillon présent sur la moitié postérieure du sternite 4 et sur le sternite 5 correspond un septum élevé ; ce septum s'interrompt brusquement dès sa pénétration dans le somite 6, justement là où, sur le plastron, le sillon s'interrompt. La moitié postérieure du somite 6 et la plus grande partie du somite 7 sont parcourues à nouveau par une plaque médiane, ainsi que le sternite 8 sur toute sa hauteur.

Il n'est pas rare, par ailleurs, d'observer un septum qui est très élevé le long de certains somites et qui s'interrompt pour « réapparaître » sous forme d'un véritable phragme ou d'une simple crête à la hauteur du sternite 4. Cela correspond à ce que nous avons décrit à propos du sternum thoracique : la ligne médiane est plus ou moins longue mais, souvent, un sillon « réapparaît » médialement sur une partie du somite 4. Ce que nous avons appelé improprement « réapparition » n'est probablement rien d'autre que le vestige d'une plaque médiane et d'une ligne médiane incomplètes.

Signalons une particularité de la plaque médiane, que nous avons rencontrée chez une *Sesarma* et dans le genre *Varuna*, et qui est probablement plus répandue. Chez *Sesarma huzardi* (Desmarest) (pl. 20, fig. 7), aux endosternites tous incomplets médialement, la plaque médiane est discontinue ou, plus exactement, se compose de deux septums successifs : l'un, élevé, à la hauteur des somites thoraciques 8 et 7 (plaque médiane postérieure) ; l'autre, plus bas, à la hauteur du somite 6 et dans la partie postérieure du somite 5 (plaque médiane antérieure). Chez *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 6), la plaque médiane se décompose en deux septums distincts, se succédant dans le plan sagittal médian ; mais, au lieu d'être séparés comme chez *Sesarma* (où il y a une véritable discontinuité), ils se touchent chez *Varuna* : sur notre figure on distingue bien les deux septums jointifs.

Selle turcique.

La selle turcique est de largeur, de longueur et d'épaisseur variables selon les Brachyoures considérés. Elle est, naturellement, étroite chez les formes à sternum thoracique étroit postérieurement (*Corystes* : pl. 9, fig. 2-3 ; *Thia* : pl. 9, fig. 9). Elle s'élargit lorsque le sternum thoracique s'élargit, notamment vers l'arrière (*Cancer* : pl. 9, fig. 7). Les « ailes » de la selle turcique peuvent être très étalées par suite d'un raccord puissant avec la lame de jonction ; elles représentent alors une zone de convergence : une cohésion plus forte est ainsi assurée à l'ensemble du squelette. Les *Sesarma* (pl. 20, fig. 7) et les *Ocypode* (pl. 18, fig. 8) présentent une selle turcique aux ailes très vastes.

Il est possible que des études ultérieures montrent que la selle turcique est plus développée chez les formes nageuses, donc à p5 modifiées en appendices natatoires, que chez les autres Crabes. Le genre *Orithyia* Fabricius (pl. 14, fig. 8), dont les p5 sont adaptées à la nage, possède une puissante selle turcique. En revanche, le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 6), qui est à la fois fouisseur et nageur, est muni d'une selle turcique très allongée mais très étroite. Si nous nous reportons aux quelques Crabes nageurs, dont nous figurons le système endophragmal thoracique, il apparaît que la selle turcique est très large chez *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (pl. 13, fig. 3) et, par comparaison, moyennement large chez *Callinectes sapidus* Rathbun (pl. 13, fig. 9), plus étroite chez *Scylla serrata* (Forsskål) (pl. 13, fig. 6). Les exemples évoqués ne permettent donc pas d'étayer de façon décisive les hypothèses sur les liens entre cette structure et un mode de vie particulier.

La selle turcique disparaît lorsque la fusion a touché les derniers somites thoraciques : les lames endosternales et endopleurales étant confinées latéralement, elles ne se raccordent plus médialement dans la région postérieure que par une selle réduite, d'une conformation spéciale, ou encore inexistante.

Source : MNHN, Paris

On peut rappeler le cas des Palicidae (pl. 19, fig. 5), dénués de formations squelettiques transversales, puisqu'il y a fusion de tous les somites 4 à 8, et dépourvus de selle turcique mais, en revanche, munis d'un septum médian très saillant.

Dimorphisme sexuel.

Alors que le sexe de l'animal ne modifie que très peu le tracé des sutures thoraciques du plastron sternal (*cf.* p. 74), un dimorphisme sexuel très net, quoique limité, se reconnaît dans le système endophragmal.

Évidemment, il faut tenir compte de l'importante différence qui sépare péditrèmes et sternitrèmes. Chez les premiers, tout l'endosternite 7/8 est profondément modifié pour la formation de la spermathèque : la suture 7/8 et l'invagination à cet emplacement sont donc conformées différemment si on les compare aux autres sutures ou aux autres endosternites. Gordon (1950 ; 1963 ; 1966) a bien étudié ces formations chez les Dromiacea, les Tymolidae et les Raninidae ; elle a notamment signalé la zone de renforcement que constitue l'endophragme le plus postérieur de la femelle. Chez les sternitrèmes, le vagin « lies freely in the space between endosternite 5/6 et 6/7 » (Gordon, 1966, p. 350).

Nous avons, par ailleurs (p. 159-163), montré les modifications que subit le plastron sternala près la mue de puberté chez les femelles. Il faudrait étudier dans quelle mesure le système endophragmal se transforme au cours du cycle d'intermue des femelles.

Pour illustrer le dimorphisme sexuel des adultes de taille comparable, nous donnerons deux exemples. Tout d'abord, celui du genre *Corystes* Latreille, dont nous figurons le système endophragmal thoracique chez un mâle (pl. 9, fig. 2) et chez une femelle (pl. 9, fig. 3) : le squelette est au niveau III A et, dans l'un et l'autre sexe, les endosternites traversent de part en part l'étroite cavité thoracique. Ce sont les replis médians, surtout 4/5, qui varient : chez le mâle, les deux replis médians 4/5 sont étalés et coalescents médialement, alors que chez la femelle ils ne sont pas jointifs : de même, l'apophyse 3/4 forme une seule pièce chez le mâle, se compose de deux lames distinctes chez la femelle. On peut attribuer ce dimorphisme au fait que chez le mâle les chélipèdes sont beaucoup plus développés et nécessitent une plus grande surface d'insertion. Le cloisonnement antérieur et postérieur du somite 4 chez le mâle s'explique, sans doute au moins partiellement, de cette façon.

Dans le genre *Peltarion* Jacquinot, chez le mâle (pl. 11, fig. 1), les replis médians 4/5 et 5/6 sont étalés, foliacés et disposés comme une sorte de toit qui recouvre partiellement les endophragmes suivants ; chez le femelle (pl. 11, fig. 2), les replis sont plus étroits et ne dissimulent pas les autres formations squelettiques.

Malgré une prospection relativement restreinte, une chose nous paraît acquise : le dimorphisme sexuel n'affecte pas, ou que très peu, la morphologie des endosternites à l'endroit de leur invagination mais concerne surtout le développement des replis. Le tracé des sutures sur le sternum thoracique est similaire chez le mâle et chez la femelle, sauf à partir du stade où cette dernière transforme sa cavité sterno-abdominale en cavité incubatrice.

Dans cet ordre d'idée, il serait intéressant de regarder en détail le système endophragmal thoracique des rares cas où nous avons constaté une différence dans le trajet des sutures sternales chez le mâle et la femelle, à savoir chez *Daira perlata* (Herbst) (fig. 21C : mâle ; fig. 40C : femelle) et dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1, 2 : mâle ; fig. 40B : femelle). Ces différences sont — nous le répétons — certainement dues au fait que la femelle est postpubérale et possède donc un sternum thoracique modifié ; des vulves très élargies peuvent-elles, à un certain point, changer le trajet des sutures voisines ?

Réduction du somite 8.

Certains Brachyoures dont la dernière paire de pattes ambulatoires est atrophiée et ramenée dorsalement, tels les Palicidae et les Retroplumidae, ont évidemment un système endophragmal modifié au niveau du dernier somite thoracique (somite 8) selon que le métamère correspondant est réduit (Retroplumidae) ou spécialement conformé (Palicidae). Chez les Hexapodidae, le métamère

Source : MNHN, Paris

thoracique 8 est toujours présent (il est seulement recouvert presque complètement par la carapace) mais l'un de ses mérome, le cinquième péréiopode, a avorté dans sa totalité : à cet endroit, le squelette est sans aucun doute conformé de façon spéciale, ce que nous ne pouvons malheureusement pas confirmer, faute de matériel suffisant pour une dissection.

CONCLUSIONS

Le système endophragmal thoracique des Brachyoures *s.l.* n'est pas un bon indice des parentés. Il est néanmoins d'une grande valeur pour le taxonomiste, parce qu'il révèle la position d'un groupe dans l'avance anagénétique de la lignée. Ce système présente, au moins, ces étapes :

1) Une anatomie de niveau II de Drach chez les Homoloidea ;
2) une anatomie dromiacéenne (Dromiidae et Dynomenidae) de type intermédiaire ;
3) une anatomie de niveau III de Drach, c'est-à-dire un plan typique et uniforme, chez les Brachyoures sternitrèmes. Diverses étapes, qui sont liées au processus de carcinisation et de condensation des somites, peuvent y être reconnues. Nous les avons désignées comme stade A, B, C et D. Des Crabes extrêmement « carcinisés », donc à plastron sternal très développé et somites thoraciques tous largement fusionnés, ne possèdent plus de formations squelettiques dans la partie médiane de la cavité thoracique (sauf, parfois, le septum médian) ;
5) une anatomie spéciale, analogue toutefois au stade III C, chez les Leucosiidae et chez les Mictyridae.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE [1]

ABELE, L. G., 1971. — Scanning electron photomicrographs of brachyuran gonopods. *Crustaceana*, vol. 21, pt 2, p. 218, 219, pl. 1.

ABRAHAMCZIK-SCANZONI, H., 1942. — Beiträge zur Kenntniss der Musculatur und des Innenskeletts der Krabben. *Zool. Jb.*, vol. 67, p. 293-380, fig. 1-68.

ALCOCK, A., 1895-1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 1. The Brachyura Oxyrhyncha. *J. Asiat. Soc. Beng.*, vol. 64, pt 2, p. 157-291, pl. 3-5 ; 1896. — *Id.* N° 2. The Brachyura Oxystomata. *Ibid.*, vol. 65, pt 2, p. 134-296, pl. 6-8 ; 1898. — *Id.* N° 3. The Brachyura Cyclometopa. Part 1. The Family Xanthidae. *Ibid.*, vol. 67, pt 2, n° 1, p. 67-233 ; 1899. — *Id.* N° 4. The Brachyura Cyclometopa. Part II. The Families Portunidae, Cancridae and Corystidae. *Ibid.*, vol. 68, pt 2, n° 1, p. 1-104 ; 1900. — *Id.* N° 5. The Brachyura Primigenia or Dromiacea. *Ibid.*, vol. 68, pt 2, 1899 (1900), p. 123-169 ; 1900. — *Id.* N° 6. The Brachyura Catometopa of Grapsoidea. *Ibid.*, vol. 69, pt 2, n° 3, p. 279-456.

ALTEVOGT, A., 1957. — Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 46, p. 1-110.

—, 1959. — Ökologische und ethologische Studien an Europas einziger Winkerkrabbe Uca tangeri Eydoux. *Ibid.*, vol. 48, p. 123-146.

—, 1969. — An Ethological Reproductive Isolation Mechanism in Sympatric Species of Uca (Ocypodidae) of the Eastern Pacific. *Forma et functio*, vol. 1, p. 238-249, fig. 1-4.

ANDRÉ, M., 1931. — Crustacés Décapodes provenant de l'Institut Océanographique de Nha-Trang (Annam). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 3, n° 7, p. 638-650.

ANDREWS, E. A., 1911. — Sperm transfer in certain Decapods. *Proc. U.S. natn. Mus.*, vol. 39, n° 1791, p. 419-434, fig. 1-15.

ARAKAWA, K. Y., 1963. — On Mating Behaviour of Giant Japanese Crab, Macrocheira kaempferi de Haan. *Res. Crustacea*, Tokyo, n° 1, p. 41-46, fig. 1-4, pl. 1-4, tabl. 1-3. (En japonais avec un résumé en anglais).

ATKINS, D., 1926. — The Moulting Stages of the Pea-Crab (Pinnotheres pisum). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, (N.S.), vol. 14, n° 2, p. 475-484, fig. 1-4, pl. 1-5.

—, 1960. — The development of the pleopods in the young crab stages of Pinnotheres (Crustacea). *Proc. zool. Soc. Lond.*, vol. 133, n° 3, p. 435-451, 13 fig.

AUDOUIN, V., 1824. — Recherches anatomiques sur le Thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. *Annls Sci. nat.*, 1re sér., vol. 1, p. 97-135. Chapitre quatrième, p. 416-432.

—, et H. MILNE ENWARDS, 1827. — Recherches anatomiques et physiologiques sur la Circulation dans les Crustacés. *Annls Sci. nat.* (Zool.), vol. 11, p. 283-314 [18-49], p. 352-393 [49-94], pl. 24-32.

AYERS, H., 1885. — On the carapax and sternum of Decapod Crustacea. *Bull. Essex Inst.*, vol. 17, n° 4-6, p. 49-59, pl. 2-3.

BACHMAYER, F., 1950. — Neue Dekapoden aus dem österreichischen Tertiär. *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 57, p. 133-140, 1 pl.

—, 1953. — Die Dekapodenfauna des tortonischen Leithakalkes von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) *Mitt. geol. Ges. Wien*, vol. 44, 1951 (1953), p. 237-267, fig. 1-5.

BALSS, H., 1932. — Über einige systematisch interessante Xanthidae (Crustacea Decapoda Brachyura) der Harmsschen Reisen nach dem Sundaarchipel. *Z. wiss. Zool.*, vol. 142, n° 4, p. 510-519, fig. 1-4.

—, 1933*a*. — Über zwei interessante Xanthidae (Crustacea Dekapoda) des Naturhistorischen Museums in Wien. *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 46, p. 297-301, fig. 1-3.

—, 1933*b*. — Über einige systematisch interessanta indopacifische Dekapoden. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, vol. 19, p. 84-97, fig. 1-9, pl. 2.

1. La plupart des références bibliographiques ayant trait à la phylogénie en général se trouvent dans notre article « Examen des théories actuelles de la classification zoologique », *J. Hist. Phil. Sci.*, sous presse.

Source : MNHN, Paris

—, 1933*c*. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung Pilumnus (Crustacea Dekapoda) und verwandter Gattungen. *Capita Zoologica*, vol. 4, nº 3, p. 1-47, 5 fig., pl. 1-7.

—, 1938*a*. — Die Dekapoda Brachyura von Dr. Sixten Bocks Pazifik-Expedition 1917-1918. *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl.*, sér. B, vol. 5, nº 7, p. 1-85, fig. 1-18, pl. 1-2.

—, 1938*b*. — Ueber einige Xanthidae (Crustacea Dekapoda) von Singapore und Umgebung. *Bull. Raffles Mus.*, nº 14, p. 48-63, fig. 1-2, pl. 2-3.

—, 1940. — Decapoda. *In* : Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, 1.Abteilung, 7.Buch, 1.Lieferung, p. 1-160, fig. 1-205.

—, 1957. — Decapoda. *In* : Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band. 1.Abteilung, 7.Buch, 12.Lief., p. 1505-1672, fig. 1131-1199.

Barnard, K. H., 1950. — Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea (Crabs and Shrimps). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 38, p. 1-837, fig. 1-154.

—, 1955. — Additions to the fauna-list of South African Crustacea and Pycnogonida. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 43, pt 1, p. 1-107, fig. 1-53.

Barnes, R. S. K., 1967. — The Macrophthalminae of Australasia ; with a review of the evolution and morphological diversity of the type genus Macrophthalmus (Crustacea Brachyura). *Trans. zool. Soc. Lond.*, vol. 31, p. 199-261, fig. 1-16, pl. 1-4.

Bate, S. C., 1855. — On the Homologies of the Carapace and on the Structure and Function of the Antennae in Crustacea. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 2, vol. 16, nº 91, p. 36-46, 2 pl.

—, 1888. — Report on the Crustacea Macrura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *In* : Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger... Zoology. Vol. 24, pl. 1-942, 76 fig., 150 pl.

Benedict, J. E., 1892. — Corystoid Crabs of the Genera Telmessus and Erimacrus. *Proc. U.S. natn. Mus.*, vol. 15, nº 900, p. 223-230, pl. 25-27.

Bennett, E. W., 1964. — The Marine Fauna of New Zealand : Crustacea Brachyura. *Bull. N.Z. Dep. scient. ind. Res.*, 153, Mem. nº 22, p. 1-120, fig. 1-141.

Berry, P. F., et R. G. Hartnoll, 1970. — Mating in captivity of the spider crab Pleistacantha moseleyi (Miers) (Decapoda, Majidae). *Crustaceana*, vol. 19, pt 2, p. 214-215, pl. 1.

Beurlen, K., 1925. — Ueber Brachyuren — und Anomuren-Reste des Schwäbischen Jura. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Abh.*, vol. 52, pt B, p. 464-532, 2 fig.

—, 1930. — Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, vol. 8, nº 26, p. I-VIII, 317-586, fig. 1-82.

—, 1932. — Brachyurenreste aus dem Lias von Bornholm mit Beiträgen zur Phylogenie und Systematik der Brachyuren Dekapoden. *Paläont. Zeitschr*, vol. 14, p. 52-66, fig. 1, 2.

—, et M. F. Glaessner, 1930. — Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. *Zool. Jb.*, vol. 60, nº 1, p. 49-84, fig. 1-22.

Binford, R., 1913. — The germ-cells and the process of fertilization in the crab, Menippe mercenaria. *J. Morph.*, vol. 24, nº 2, p. 147-183, pl. 1-9.

Bittner, A. 1883. — Neue Beiträge zur Kenntniss der Brachyuren-Fauna des Alttertiärs von Vicenza und Verona. *Denkschr. Akad. Wiss., Wien*, vol. 46, p. 299-316, 1 pl.

Bliss, D. E., 1968. — Transition from Water to Land in Decapod Crustaceans. *Am. Zool.*, vol. 8, p. 355-392, fig. 1-21.

Boas, J. E. V., 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. (Avec un résumé en français : Recherches sur les affinités des Crustacés décapodes, p. 163-207). *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, sér. 6, vol. 1, nº 3, p. 25-210, pl. 1-7.

Bocquet, C., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des Jaera marina (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 90, p. 187-450, fig. 1-56, pl. 1-3, tabl. 1-38.

—, 1957. — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez des Crustacés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 244, p. 1966-1968.

Bohn, G., 1901. — Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes. Essai de physiologie évolutive, éthologique et phylogénique. *Bull. scient. Fr. Belg.*, vol. 36, p. 1-374, fig. 1-209.

Source : MNHN, Paris

Boolootian, R. A., A. C. Giese, A. Farmanfarmaian et J. Tucker, 1959. — Reproductive cycles of five west coast crabs. *Physiol. Zoöl.*, vol. 32, n° 4, p. 213-220, fig. 1-3.

Boone, L., 1930*a*. — Notes on the West Indian Crabs of the Genus Actaea. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. 61, art. 3, p. 117-127, fig. 1-8.

—, 1930*b*. — Crustacea : Stomatopoda and Brachyura. Scientific Results of the Cruises of the Yachts « Eagle » and « Ara », 1921-1928, William K. Vanderbilt, Commanding. *Bull. Vanderbilt mar. Mus.*, vol. 2, p. 5-238, pl. 1-74.

Borradaile, L. A., 1901. — Land Crustaceans. *In* : J. St. Gardiner, The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, vol. 1, part 1, p. 64-100, fig. 12-13, pl. 3.

—, 1902*a*. — Marine Crustaceans. I. On varieties. II. Portunidae. *Ibid.*, vol. 1, pt 2, p. 191-208, fig. 35-38.

—, 1902*b*. — *Id.* III. The Xanthidae and some others crabs. *Ibid.*, vol. 1, pt 3, p. 237-271, fig. 41-60.

—, 1903*a*. — *Id.* IV. Some remarks on the classification of the crabs. *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 424-429, fig. 110.

—, 1903*b*. — *Id.* V. The crabs of the Catometope families. *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 429-433, fig. 111-114.

—, 1903*c*. — *Id.* VI. The Sand crabs (Oxystomata). *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 434-439, fig. 115-117, pl. 22.

—, 1903*d*. — *Id.* IX. The Sponge-Crabs (Dromiacea). *Ibid.*, vol. 2, pt 1, p. 574-578, pl. 33.

—, 1903*e*. — *Id.* X. The Spider-Crabs (Oxyrhyncha). *Ibid.*, vol. 2, pt 2, p. 681-690, fig. 122-124, pl. 47.

—, 1903*f*. — *Id.* XI. On the classification and genealogy of the reptant Decapods. *Ibid.*, vol. 2, pt 2, p. 690-698, fig. 125-126, pl. 48.

—, 1903*g*. — On the genera of the Dromiidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, vol. 11, p. 291-303.

—, 1907. — On the Classification of the Decapod Crustaceans. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, vol. 19, p. 457-486.

—, 1916. — Crustacea. Part II. — Porcellanopagurus : an instance of carcinization. *In* : British Antarctic (« Terra Nova ») Expedition, 1910. Natural History Report. Zoology, vol. 3, n° 3, p. 111-126, fig. 1-13.

Boschi, E. E., 1964. — Los Crustáceos Decápodos Brachyura del Litoral Bonaerense (R. Argentina). *Bol. Inst. Biol. mar. Univ. nac. B. Aires*, n° 6, p. 3-100, fig. 1-3, pl. 1-22, tabl. 1-2.

—, M. A. Scelzo et B. Goldstein, 1969. — Desarollo larval del cangrejo, Halicarcinus planatus (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomidae), en el laboratorio, con observaciones sobre la distribucion de la especie. *Bull. mar. Sci.*, vol. 19, n° 1, p. 225-242, fig. 1-9, 1 tabl.

Bott, R., 1954. — Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 1. Winkerkrabben (Uca). Ergebnisse der Forschungsreise A. Zilch 1951 nach El Salvador. 15. *Senckenberg. biol.*, vol. 35, n° 3-4, p. 155-180, fig. 1-23, pl. 14-19.

—, 1955. — Die Süsswasser-Krabben von Afrika und ihre Stammesgeschichte. *Ann. Mus. Congo belge*, Zool., sér. 3, vol. 3, 1, p. 209-352, 103 fig., 30 pl.

—, 1969. — Prädaptation, Evolution und Besiedlungsgeschichte der Süsswasserkrabben der Erde. *Natur. Mus, Frankf.*, vol. 99, n° 6, p. 266-275, fig. 1-9.

—, 1970. — Die Süsswasserkrabben von Europa, Asien, Australien und ihre Stammesgeschichte. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, vol. 526, p. 1-338, 8 fig., 58 pl., 1 carte.

—, 1972. — Stammesgeschichte und geographische Verbreitung der Süsswasserkrabben. *Natur. Mus., Frankf.*, vol. 102, n° 2, p. 63-77, fig. 1-9.

—, 1973. — Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Uca-Arten (Decapoda : Ocypodidae). *Senckenberg. biol.*, vol. 54, n° 4/6, p. 315-325, fig. 1-31.

Bourrillon-Casanova, L., 1960. — Les larves de Crustacés Décapodes. *In* : Le méroplancton du Golfe de Marseille. Thèse, Université de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, vol. 30, n° 18, 286 p., 77 fig., 27 tabl.

Bourne, G. C., 1922. — The Raninidae : a Study in Carcinology. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 35, n° 231, p. 25-79, pl. 4-7.

Bouvier, E.-L., 1896. — Sur l'origine homarienne des Crabes : étude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 8e sér., vol. 8, n° 2 (1895-1896), p. 34-110 [1-77], fig. 1-43.

—, 1897. — Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes de la famille des Dorippidés. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 8e sér., vol. 9 (1896-1897), p. 54-70.

Source : MNHN, Paris

—, 1898. — Sur les Xanthes des mers d'Europe. *Feuil. jeun. Nat.*, 3e sér., vol. 28, nº 332, p. 133-137, fig. 1-9.

—, 1908. — Crustacés Décapodes (Pénéidés) provenant des Campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice (1886-1907). *In* : Rés. Camp. scient. Albert Ier Monaco, fasc. 33, p. 1-22, pl. 1-16.

—, 1917. — Crustacés Décapodes (Macroures marcheurs) provenant des Campagnes des yachts « Hirondelle » et « Princesse-Alice » (1885-1915). *In* : Rés. Camp. scient. Prince de Monaco, vol. 50, p. 1-104, 11 pl.

—, 1921. — Crustacés. III. Decapoda. *In* : Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. Paris, Lhomme, p. 23-62, fig. 1-8, 1 photo.

—, 1922. — Observations complémentaires sur les Crustacés Décapodes (abstraction faite des Carides) provenant des campagnes de S.A.S. le Prince de Monaco. *In* : Rés. Camp. scient. Prince de Monaco, fasc. 62, 106 p., 6 pl.

—, 1940. — Décapodes marcheurs. *In* : Faune de France. 37. Paris, Lechevallier, p. 1-404, fig. 1-222, pl. 1-14.

—, 1941. — Sur les Crabes corystoïdes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 212, p. 879-882.

—, 1942. — Les Crabes de la tribu des « Corystoïdea ». *Mém. Acad. Sci. Inst. Fr.*, t. 65, nº 4, 1941 (1942), p. 1-52, fig. 1-18.

Bovbjerg, R. V., 1960*a*. — Behavioral ecology of the crab, Pachygrapsus crassipes. *Ecology*, vol. 41, nº 4, p. 668-672, fig. 1-4, tabl. 1.

—, 1960*b*. — Courtship Behavior of the Lined Shore Crab, Pachygrapsus crassipes Randall. *Pacif. Sci.*, vol. 14, nº 4, p. 421-422.

Bowman, T. E., 1971. — The case of nonubiquitous telson and the fraudulent furca. *Crustaceana*, vol. 21, pt 2, p. 165-175, fig. 1-9.

Brocchi, P., 1874. — Observations sur la verge des Crustacés brachyures. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 6e sér., vol. 10, p. 42-43.

—, 1875. — Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés Décapodes. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 6e sér., vol. 2, p. 1-131, pl. 13-19.

Broekhuysen, G. J., 1936. — On development, growth and distribution of Carcinides maenas (L.). *Archs néerl. Zool.*, vol. 2, p. 257-399.

—, 1937. — Some notes on sex recognition in Carcinides maenas (L.). *Archs. néerl. Zool.*, vol. 3, p. 156-164.

—, 1941. — The life history of Cyclograpsus punctatus M. Edw. : breeding and growth. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, vol. 28, p. 331-366.

—, 1955. — The breeding and growth of Hymenosoma orbiculare Desm. (Crustacea, Brachyura). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 41, pt 5, p. 313-343, fig. 1-13.

Brundin, L., 1972*a*. — Phylogenetic and Biogeography [a reply to Darlington's « practical criticism » of Hennig-Brundin]. *Syst. Zool.*, vol. 21, nº 1, p. 69-79, fig. 1-6.

—, 1972*b*. — Evolution, Causal Biology, and Classification. *Zool. Scripta*, vol. 1, nº 3-4, p. 107-120.

Buitendijk, A. M., 1939. — Biological results of the Snellius Expedition. V. The Dromiacea, Oxystomata and Oxyrhyncha of the Snellius Expedition. *Temminckia*, vol. 4, p. 223-276, fig. 1-27, pl. 7-11.

—, 1941. — On some Xanthidae, chiefly of the genus Platypodia Bell. *In* : Biological Results of the Snellius Expedition. XIII. *Temminckia*, vol. 6, p. 295-312, fig. 1-3, pl. 4.

—, 1950. — On a small collection of Decapoda Brachyura, chiefly Dromiidae and Oxyrhyncha, from the neighbourhood of Singapore. *Bull. Raffles Mus.*, nº 21, p. 59-82.

—, 1960. — Brachyura of the families Atelecyclidae and Xanthidae. Part I. *In* : Biological Results of the Snellius Expedition. XXI. *Temminckia*, vol. 10, p. 252-338, fig. 1-9.

Burkenroad, M. D., 1947*a*. — Reproductive activities of Decapod Crustacea. *Am. Nat.*, vol. 81, nº 800, p. 392-398.

—, 1947*b*. — Production of sound by the fiddler crab, Uca pugilator Bosc, with remarks on its nocturnal and mating behaviour. *Ecology*, vol. 28, nº 4, p. 458-462.

—, 1963. — The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca) in relation to the fossil record. *Tulane Stud. Geol.*, vol. 2, nº 1, p. 1-17, fig. 1.

Butler, T. H., 1960. — Maturity and breeding of the Pacific edible crab, Cancer magister Dana. *J. Fish. Res. Bd Canada*, vol. 17, p. 641-646.

Source : MNHN, Paris

CALMAN, W. T., 1909. — Crustacea. *In* : E. Ray LANKESTER, A Treatise on Zoology, pt 7, faso. 3. London, Black, p. I-VII, 1-346, fig. 1-194.

—, 1930. — The taxonomic outlook in Zoology. *Brit. Assoc. Adv. Sci., Bristol*, sect. D, Zool., p. (1-10).

—, 1935. — The meaning of biological classification. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, sess. 147, 1934-35 (1935), pt 4, p. 146-158, fig. 1-5.

CALS, Ph., 1972. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. I. Problèmes liés à l'anatomie et au dimorphisme sexuel des Gnathiides (Crustacea Isopoda). Description d'une forme bathyale : Gnathia teissieri n. sp. *Cah. Biol. mar.*, vol. 23, p. 511-540, fig. 1-12, tabl. 1-2.

CAMERON, A. M., 1966. — Some Aspects of the Behavior of the Soldier Crab, Mictyris longicarpus. *Pacif. Sci.*, vol. 20, n° 2, p. 224-234, fig. 1-7.

CAMPBELL, B. M., 1967. — The australian Sesarminae (Crustacea : Brachyura) : five species of Sesarma (Chiromantes). *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 1, p. 1-19, fig. 1-2, pl. 1-5.

—, 1969. — The Genus Eucrate (Crustacea : Goneplacidae) in Eastern Australia and the Indo-West Pacific. *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 3, p. 117-140, fig. 1-7.

—, 1971. — New records and new species of Crabs (Crustacea : Brachyura) trawled off southern Queensland : Dromiacea, Homolidea, Gymnopleura, Corystoidea and Oxystomata. *Mem. Qd Mus.*, vol. 16, n° 1, p. 27-48, fig. 1-4, pl. 2-3.

—, et D. J. G. GRIFFIN, 1966. — The australian Sesarminae (Crustacea : Brachyura) : Genera Helice, Helograpsus nov., Cyclograpsus, and Paragrapsus. *Mem. Qd Mus.*, vol. 14, pt 5, p. 127-174, fig. 1-10, pl. 20-23.

—, et W. STEPHENSON, 1970. — The sublittoral Brachyura (Crustacea : Decapoda) of Moreton Bay. *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 4, p. 235-301, fig. 1-49, tabl. 1, pl. 22.

CANO, G., 1891. — Sviluppo postembrionale dei Dorippidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. *Mem. Soc. ital. Sci. nat.*, 3e sér., vol. 8, n° 4, 14 p., 3 pl.

—, 1893. — Sviluppo dei Dromidei. *Atti Accad. Sci. fis. math. Napoli*, 2e sér., vol. 6, n° 2, p. 1-23, 2 pl.

CAUSTIER, E., 1895. — Sur le développement embryonnaire d'un Dromiacé du genre Dicranodromia. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 120, p. 573-575.

CHACE, F. A., Jr., 1951. — The number of species of decapod and stomatopod Crustacea. *J. Wash. Acad. Sci.*, vol. 41, n° 11, p. 370-372.

—, et H. H. HOBBS, 1969. — The Freshwater and Terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with Special Reference to Dominica. *In* : BREDIN-ARCHBOLD-Smithsonian Biological Survey of Dominica. *Bull. U.S. natn. Mus.*, n° 292, p. 1-258, fig. 1-76, pl. 1-5.

CHAUDONNERET, J., 1957-1959. — Une unité structurale : le métamère. *Cah. Études biol.*, n° 13-14-15, p. 77-101, fig. 1-14.

CHEN, P. S., 1933. — Zur Morphologie und Histologie der Respirationsorgane von Grapsus grapsus L., nebst einer Liste Krabben der Sammlung Plate von Ceylon und Südindien. *Jena. Z. Naturw.*, vol. 68, p. 31-116, fig. 1-55 [Zweiter Teil : p. 89-116, fig. 49-55].

CHEUNG, T. S., 1966. — An observed act of copulation in the shore crab, Carcinus maenas (L.). *Crustaceana*, vol. 11, pt 1, p. 107-108.

—, 1968. — Trans-molt retention of sperm in the female stone crab, Menippe mercenaria (Say). *Crustaceana*, vol. 15, pt 2, p. 117-120, fig. 1-2.

CHHAPGAR, B. F., 1957. — On the marine crabs (Decapoda : Brachyura) of Bombay State, Part 1. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, vol. 54, n° 2, p. 399-439, fig. 1-2, pl. 1-11, 1 pl. couleur.

CHIDESTER, F. E., 1911. — The mating habits of four species of the Brachyura. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 21, p. 235-248.

CHRISTENSEN, A. M., 1959. — On the life history and biology of Pinnotheres pisum. *Int. Congr. Zool.* (London 16-23 July 1958), vol. 15, Sect. 3, Marine Zoology, p. 267-270, fig. 1-2.

—, et J. J. MCDERMOTT, 1958. — Life-history and biology of the oyster crab, Pinnotheres ostreum Say. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 114, n° 2, p. 146-179, fig. 1-5, tabl. 1-5.

CHURCHILL, E. P., Jr., 1919. — Life history of the blue crab. *U.S. Bur Fish. Bull.*, vol. 36, p. 91-128, pl. 47-55.

Source : MNHN, Paris

CLARAC, F., et M. COULMANCE, 1971. — La marche latérale du crabe (Carcinus). Coordination des mouvements articulaires et régulation proprioceptive. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 73, p. 408-438, fig. 1-16.

CLAUS, C., 1876. — Untersuchungen zur Erforschung der Genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien. 124 p., 25 fig., 19 pl.

—, 1885, — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 6, n° 1, p. 1-108, pl. 1-7.

—, 1889. — Éléments de Zoologie (Traduction française). Paris, Savy, 1283 p., 867 fig. (Crustacés, p. 563-657, 6g. 415-470).

COCHRAN, D. M., 1935. — The skeletal musculature of the blue crab, Callinectes sapidus Rathbun. *Smithson. misc. Collns*, vol. 92, n° 9, p. 1-76, fig. 1-30.

COTT, H. B., 1930. — Observations on the natural history of the racing crab Ocypoda ceratophthalma from Beira. *In* : The Zoological society's expedition to the Zambesi, 1927 : N° 3. *Proc. zool. Soc. Lond.*, vol. 4, 1929 (1930), pt 3 et 4, p. 755-765, 1 fig., 1pl.

COWLES, R. P., 1908. — Habitats, reactions and associations in Ocypoda arenaria. *Pap. Tortugas Lab.*, vol. 2, p. 3-41, fig. 1-10, pl. 1 coul.

CRANE, J., 1937. — Brachygnathous Crabs from the Gulf of California and the West Coast of Lower California. The Templeton Crocker Expedition. III. *Zoologica N. Y.*, vol. 22, pt 1, n° 3, p. 47-78, pl. 1-8.

—, 1947. — Intertidal Brachygnathous Crabs from the West Coast of Tropical America with Special Reference to Ecology. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. *Zoologica N. Y.*, vol. 32, pt 2, n° 9, p. 69-95, fig. 1-3.

—, 1975. — Fiddler Crabs of the world (Ocypodidae : Genus Uca). Princeton, New Jersey, Princeton University Press, XXIII + 736 p., 116 fig., 50 pl., 24 tabl., 21 cartes.

CROSNIER, A., 1962. — Crustacés Décapodes Portunidae. *In* : Faune de Madagascar, 16, p. 1-154, fig. 1-256, pl. 1-13.

—, 1965. — Crustacés Décapodes Grapsidae et Ocypodidae. *In* : Faune de Madagascar, 18, O.R.S.T.O.M.-C.N.R.S., p. 1-153, fig. 1-260, pl. 1-11.

—, 1976, — Données sur les Crustacés Décapodes capturés par M. Paul Guézé à l'île de La Réunion lors d'essais de pêche en eau profonde. Travaux et Documents ORSTOM, n° 47, p. 225-256, fig. 1-9, pl. 1-2.

CUÉNOT, L., 1925. — L'adaptation. Paris, G. Douin, IX + 420 p., 82 fig. [Le bouton-pression, p. 271-276].

—, 1941. — Invention et finalité en biologie, Paris, Flammarion, 259 p., 56 fig. [Crabes, p. 211-214, fig. 43, 44].

DANA, J. D., 1851*a*. — On the markings of the Carapax of Crabs. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 11, n° 31, p. 95-99.

—, 1851*b*. — On the classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 11, p. 425-434.

—, 1851*c*. — On the Classification of the Cancroidea. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 12, n° 34, p. 121-131.

—, 1851*d*. — Additional note to the Remarks on the classification of the Maioidea. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 12, p. 131.

—, 1851*e*. — On the Classification of the Crustacea Grapsoidea. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 12, p. 283-290.

—, 1852*a*. — On the Classification of the Corystoidea, Paguridea, etc. *Am. J. Sci. Arts*, 2e sér., vol. 13, p. 119-124.

—, 1852*b*. — Conspectus Crustaceorum, etc. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. Wilkes, U.S.N., including the Crustacea Cancroidea Corystoidea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, vol. 6, p. 73-86.

—, 1852*c*. — Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 13, Part 1, 1852, p. I-VIII, 1-685.

—, 1853. — On the classification and geographical distribution of Crustacea. From the Report on Crustacea of the United States Exploring Expedition, under Captain Charles Wilkes, U.S.N., during the years 1838-42. Philadelphia, C. Shermann, p. 1395-1592, 1 carte.

—, 1855. — Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 14, Atlas, p. 1-27, pl. 1-96. Philadelphia.

Source : MNHN, Paris

DARWIN, C., 1859. — On the Origin of Species. London, John Murray, IX + 502 p.

DAY, J. H., 1935. — Heterogonic growth in the abdomen of Carcinus maenas. *Rep. Dove Mar. Lab.*, Third sér., n° 3, p. 49-59, fig. 1-3, tabl. 1-2.

—, 1936. — Growth gradients in the abdomen of the shore-crab. *Nature*, vol. 137, p. 670-673.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., et L. BOTOSANÉANU, 1970. — Formes primitives vivantes. Paris, Hermann (Actualités scientifiques et industrielles 1323), 232 p., 130 fig.

DELL, R. K., 1968*a*. — Notes on New Zealand crabs. *Rec. Dom. Mus., Wellington*, vol. 6, n° 3, p. 13-28, fig. 1-7, pl. 1-3.

—, 1968*b*. — A new crab of the genus Trichopeltarion from Australia. *Aust. Zool.*, vol. 14, pt 3, p. 275-276, fig. 1-5, pl. 16.

—, 1971. — Two new species of crabs of the genus Cymonomus from New Zealand (Crustacea : Brachyura). *Rec. Dom. Mus., Wellington*, vol. 7, n° 8, p. 55-64, fig. 1-11.

—, 1972. — A new Genus and Species of Atelecyclid Crab from New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.*, vol. 2, n° 1, p. 55-59, fig. 1-11.

—, D. J. G. GRIFFIN et J. C. YALDWYN, 1970. — A New Swimming Crab from the New Zealand Subantarctic and a Review of the Genus Nectocarcinus A. Milne Edwards. *Trans. R. Soc. N. Z.*, vol. 12, n° 7, p. 49-68, 3 fig., 3 pl.

DÉMEUSY, N., et G. VERNET-CORNUBERT, 1955. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes de Carcinus maenas et Pachygrapsus marmoratus. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 240, n° 3, p. 360-361.

DESBONNE, l., 1867. — *In* : I. DESBONNE et A. SCHRAMM, Crustacés de la Guadeloupe d'après un manuscrit du Docteur Isis Desbonne comparé avec les échantillons de Crustacés de sa collection et les dernières publications de MM. Henri de Saussure et William Stimpson. 1re partie. Brachyures. Basse-Terre, Imprimerie du Gouvernement. p. I-II, 1-60, pl. 1-8.

DESMAREST, A.-M., 1822. — Les Crustacés proprement dits. *In* : Histoire naturelle des Crustacés fossiles. Paris, 154 p., pl. 1-11 [Des Crustacés fossiles, p. 67-142].

—, 1823. — Malacostracés. *In* : Dictionnaire des Sciences naturelles, vol. 28, p. 138-425. Atlas, vol. 4, pl. 1-58.

—, 1825. — Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes ou dans les eaux douces de la France. Paris, Levrault, p. I-XIX, 1-446, pl. 1-56, 5 tabl.

DOERN, A., 1871. — Geschichte des Krebsstamme nach embryologischen, anatomischen und paläontologischen Quellen. *Jena Zsch. f. Med. u. Naturw.*, vol. 6, p. 96-156.

DRACH, P., 1933. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyoures. Cas de Portunus puber. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 197, n° 1, p. 93-95 [1-3].

—, 1934. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyoures. Discontinuité chez Carcinus maenas Penn. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 116, p. 138.

—, 1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyoures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 203, n° 17, p. 820-823 [1-3], 1 fig.

—, 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 19, p. 103-391, 6g. 1-13, pl. 2-7, tabl. 1-69.

—, 1948. — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés. *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. 33, p. 177-181.

—, 1950. — Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 231, n° 25, p. 1563-1565.

—, 1955. — Les Leucosiidés et la réalisation d'une fonction nouvelle chez les Crustacés Décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 241², n° 25, p. 1998-2001.

—, 1959. — Groupes de tendances évolutives chez les Brachyoures. *In* : XVth Intern. Congress Zool., Sect. 11, paper 34, p. 158-160 [1-3].

—, 1971. — Tendances évolutives et niveaux d'évolution chez les Crustacés Décapodes. *In* : R. ALVARADO, E. GADEA et A. DE HARO, Actas del I Simposio internacional de Zoo6logenia (Salamanca, 13-17 octobre 1969). *Acta Salmanticensia*, Ciencias, 36, p. 283-292.

Source : MNHN, Paris

DUVERNOY, G. L., 1849. — Fragments sur les organes de la génération. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 29, n° 13, p. 321-329.

—, 1850. — Deuxième fragment sur les organes de génération de divers animaux. Des organes extérieurs de fécondation dans les Crustacés décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 31, p. 342-348.

—, 1853. — Des organes de génération de divers animaux. Deuxième fragment. Des organes extérieurs de fécondation dans les Crustacés décapodes. *Mém. Acad. Sci. Inst. Fr.*, vol. 23, p. 133-182, pl. 2-4.

EDMONDSON, C. H., 1922. — Hawaiian Dromiidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 8, n° 2, p. 31-38, fig. 1, pl. 1, 2.

—, 1925. — Crustacea. *In* : Marine Zoology of Tropical Central Pacific. (Tanager Expedition Publ. I). *Bull. Bishop Mus.*, n° 27, p. 3-62, fig. 1-8, pl. 1-4.

—, 1954. — Hawaiian Portunidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 21, n° 12, p. 217-274, fig. 1-44.

—, 1959. — Hawaiian Grapsidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 22, n° 10, p. 153-202, fig. 1-27.

—, 1962*a*. — Xanthidae of Hawaii. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 22, n° 13, p. 215-309, fig. 1-34.

—, 1962*b*. — Hawaiian Crustacea : Goneplacidae, Pinnotheridae, Cymopolilidae, Ocypodidae, and Gecarcinidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 23, n° 1, p. 1-27, fig. 1-10.

EDWARDS, E., 1966. — Mating behaviour in the european edible crab (Cancer pagurus L.). *Crustaceana*, vol. 10, pt 1, p. 23-30, fig. 1-2, pl. 1-3.

FAGETTI GUAITA, E., 1960. — Primer estadio larval de cuatro Crustaceos Braquiuros de la Bahia de Valparaiso. *Rev. Biol. mar*, vol. 10, n° 1-3, p. 143-154, pl. 1-4.

FAGETTI, E., et I. CAMPODÓNICO, 1970. — Desarrollo larval en el laboratorio de Acanthocyclus gayi Milne-Edwards et Lucas (Crustacea Brachyura ; Atelecyclidae, Acanthocyclidae). *Revta Biol. mar.*, vol. 14, n° 2, p. 63-78, fig. 1-8.

FASTEN, N., 1915. — The male reproductive organs of some common crabs of Puget Sound. *Publs Puget Sound mar. biol. Stn*, vol 1, n° 7, p. 35-41, pl. 4-6.

—, 1917. — Male Reproductive organs of Decapoda, with Special Reference to Puget Sound Forms. *Publs Puget Sound mar. biol. Stn*, vol. 1, n° 26, p. 285-307, pl. 68-72.

—, 1918. — Spermatogenesis in the Pacific Coast edible crab, Cancer magister Dana. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 34, n° 5, p. 277-306, pl. 1-4.

—, 1926. — Spermatogenesis of the black-clawed crab, Lopbopanopeus bellus (Stimpson) Rathbun. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 50, n° 4, p. 277-287, pl. 1-3.

FILHOL, H., 1885*a*. — Considérations relatives à la Faune des Crustacés de la Nouvelle-Zélande. *Bibltque Éc. ht. Étud., Paris Sect. Sci. nat.*, vol. 30, n° 2, p. 1-60.

—, 1885*b*. — Catalogue des Crustacés de la Nouvelle-Zélande, des îles Auckland et Campbell. *In* : Mission de l'île Campbell, Recueil de mémoires, rapports et documents relatifs à l'observation du passage de Vénus sur le Soleil. Zool. 3, pt 2. Paris, Gauthiers-Villars, p. 349-510. Atlas, vol. 3, pt 4, Crustacés, pl. 38-55.

FLIPSE, H. J., 1930. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. VI. Oxyrhyncha : Parthenopidae. *Siboga-Exped.*, monogr. 39c², n° 112, 104 p., 44 fig. [Également thèse Univ. Amsterdam, 1930].

FOREST, J., 1974. — Les Dromies de l'Atlantique oriental. Description de Sternodromia gen. nov. et de deux espèces nouvelles du genre Dromia Weber (Crustacea Decapoda Dromiidae). *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 50, n° 1, p. 71-123, fig. 1-7, pl. 1-8.

—, et D. GUINOT, 1961. — Crustacés Décapodes Brachyoures de Tahiti et des Tuamotu. *In* : Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie. Volume préliminaire. Paris, Éditions de la Fondation Singer-Polignac, p. IX-XI, 1-195, fig. 1-178, pl. 1-18, tabl. 1-3, 7 cartes.

—, et D. GUINOT, 1966. — Campagne de la « Calypso » dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956). 16. Crustacés : Brachyoures. *In* : Rés. scient. Camp. « Calypso », fasc. 7. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 44, p. 23-124, fig. 1-19.

GARTH, J. S., 1939*a*. — The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. *In* : Reports of the Lund University Chile Expedition, 1948-49. N° 29. *Acta Univ. lund.*, N.S., Adv. 2, vol. 53, n° 7, p. 1-128, fig. 1-111, pl. 1-4.

—, 1939*b*. — New Brachyuran Crabs from the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 2, p. 9-48, pl. 1-10.

Source : MNHN, Paris

—, 1946*a*. — Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 10, p. i-iv, 341-600, 1 fig., pl. 49-87.

—, 1946*b*. — Distribution studies of Galapagos Brachyura. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 11, p. 603-638, cartes 1-10.

—, 1948. — The Brachyura of the « Askoy » Expedition with remarks on carcinological collecting in the Panama Bight. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. 92, art. 1, p. 1-66, fig. 1-5, pl. 1-8.

—, 1957. — The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. *In* : Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 29. *Acta Univ. lund.*, n.f., 2e sér., vol. 53, n° 7, p. 1-128, fig. 1-11, pl. 1-4.

—, 1958. — Brachyura of the Pacific Coast of America, Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 21, pt 1, p. i-xxii, 1-499, fig. 1-9 ; pt 2, p. 501-854, pl. A-Z_4, 1-55.

—, 1965. — The Brachyuran Decapod Crustaceans of Clipperton Island. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4e sér., vol. 33, n° 1, p. 1-46, fig. 1-26, 1 tabl.

—, 1971. — Demania toxica, a New Species of Poisonous Crab from the Philippines. *Micronesica*, vol. 7, n° 1-2, p. 179-183, pl. 1.

—, 1976. — Demania macneilli, a new species of xanthid crab from Northern Queensland (Crustacea : Decapoda). *Rec. Aust. Mus.*, vol. 30, n° 5, p. 113-117, fig. 1.

—, et W. Stephenson, 1966. — Brachyura of the Pacific coast of America. Brachyrhyncha : Portunidae. *Allan Hancock Monographs mar. Biol.*, n° 1, p. 1-154, fig. 1-2, pl. 1-12, tabl. 1-12.

Gifford, C. A., 1962. — Biology of the land crab, Cardisoma guanhumi in south Florida. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 123, p. 207-223.

Glaessner, M. F., 1929. — Crustacea Decapoda : Fossilium Catalogus, 1 : Animalia, Pars 41. *In* : J. F. Pompeckj (édit.). Berlin, W. Junk, 464 p.

—, 1930. — Beiträge zur Stammesgeschichte der Dekapoden. *Paläont. Z.*, vol. 12, p. 25-42, 6g. 1-4.

—, 1933. — Die Krabben der Juraformation. *Zbl. Miner. Geol. Paläont.*, pt B, n° 3, p. 178-191.

—, 1957. — Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). *Evolution Lancaster Pa.*, vol. 11, n° 2, p. 178-184.

—, 1960. — The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *Paleont. Bull. N. Z.*, vol. 31, 63 p., 24 6g., 7 pl.

—, 1969. — Decapoda, p. R399-R533, R626-R628, fig. 217-340. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4. Vol. 2. Univ. of Kansas and Geol. Soc. America.

Glassell, S. A., 1934*a*. — Some Corrections needed in recent carcinological Literature. *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.*, vol. 7, p. 453-454.

—, 1934*b*. — Affinities of the Brachyuran fauna of the Gulf of California. *J. Wash. Acad. Sci.*, vol. 24, n° 7, p. 296-302.

Gordon, I., 1937. — Notes on several Indo-Pacific species of Sesarma (Crustacea Brachyura). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, sess. 149, pt 3, p. 150-156, 6g. 1-5.

—, 1949. — The presence of a special type of spermatheca in the Dromiacea. *In* : XIIIe Congr. Intern. Zool., Paris, 21-27 juillet 1948. Paris, 1949 [1 p.].

—, 1950. — Crustacea Dromiacea. Part I. Systematic account of the Dromiacea collected by the « John Murray » Expedition 1933-34. Part II. The morphology of the spermatheca in certain Dromiacea. *Scient. Rep. John Murray Exped.*, vol. 9, p. 201-253, fig. 1-26, pl. 1.

—, 1962. — Conference on the evolution of Crustacea. *Crustaceana*, vol. 4, pt 2, p. 163-166.

—, 1963. — On the Relationship of Dromiacea, Tymolinae and Raninidae to the Brachyura. *In* : H. B. Whittington and W. D. I. Rolfe, Phylogeny and evolution of Crustacea. Spec. Publ., Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass., p. 51-57, 6g. 10-14.

—, 1966. — On the spermatheca in the Raninidae (Crustacea : Decapoda). *In* : H. Barnes [Ed.], Some Contemporary Studies in Marine Science. London, Allen and Unwin, p. 343-354, fig. 1-6.

—, 1971. — On the thoracic sternum in the subfamily Hexapodinae (Brachyura, Goneplacidae). *Crustaceana*, vol. 21, pt 1, p. 106-110, fig. 1-3.

Griffin, D. J. G., 1965. — A new species of Paromola (Crustacea, Decapoda, Thelxiopidae) from New Zealand. *Trans. Roy. Soc. N.Z.* (Zool.), vol. 7, n° 4, p. 85-91, fig. 1-8, pl. 1-2.

Source : MNHN, Paris

—, 1966. — The Marine Fauna of New Zealand : Spider Crabs, Family Majidae (Crustacea, Brachyura). *Bull. N. Z. Dep. scient. ind. Res.*, 172, nº 35, p. 1-112, fig. 1-23, pl. 1-4, 1 photo.

—, 1968. — Social and maintenance behaviour in two Australian ocypodid crabs (Crustacea : Brachyura). *J. Zool., Lond.*, vol. 156, p. 291-305, fig. 1-3.

—, 1969*a*. — Notes on the taxonomy and zoogeography of the Tasmanian grapsid and ocypodid crabs (Crustacea, Brachyura). *Rec. Aust. Mus.*, vol. 27, nº 18, p. 323-347, fig. 1-10.

—, 1969*b*. — Breeding and moulting cycles of two Tasmanian grapsid crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 16, pt 2, p. 88-94, fig. 1-2, tabl. 1-2.

—, 1970*a*. — A Revision of the Recent Indo-west Pacific Species of the Genus Lyreidus De Haan (Crustacea, Decapoda, Raninidae). *Trans. R. Soc. N. Z.*, Biol. Sci., vol. 12, nº 10, p. 89-112, fig. 1-8, pl. 1-2.

—, 1970*b*. — The Australian majid spider crabs of the genus Achaeus (Crustacea Brachyura). *L. Proc. R. Soc. West. Aust.*, vol. 53, pt 4, p. 97-119, fig. 1-15.

—, 1973. — A revision of the spider crabs of the genus Phalangipus (Crustacea, Brachyura, Majidae). *Jnl nat. Hist.*, vol. 7, p. 165-207, fig. 1-9.

—, 1974. — Spider Crabs (Crustacea : Brachyura : Majidae) from the International Indian Ocean Expedition, 1963-1964. *Smithson. Contrib. Zool.*, nº 182, p. vi + 35, 8 fig., 6 tabl.

—, et B. M. Campbell, 1969. — The sub-littoral Goneplacidae and Pinnotheridae (Crustacea : Brachyura) of Moreton Bay. *Mem. Qd. Mus.*, vol. 15, pt 3, p. 141-164, fig. 1-8.

—, et J. C. Yaldwyn, 1971. — Brachyura (Crustacea, Decapoda). Port Philipp Bay Survey 2, 1957-1963. 5. *Mem. natn. Mus. Vict.*, vol. 32, p. 43-64, fig. 1-4, tabl. 1-2, 2 cartes.

Grobben, K., 1878. — Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden, nebst vergleichenden Bemerkungen über die übrigen Thorakostraken. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 1, p. 57-150, pl. 1-6.

—, 1906. — Zur Kenntnis der Dekapodenspermien. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 16, nº 3, p. 1-8, 1 pl.

Gruner, H.-E. (En collaboration avec W. Crome), 1969. — Crustacea. *In* : Urania Tierreich, Wirbellose Tiere 2 (Annelida bis Chaetognatha). Leipzig, Jena, Berlin, Urania-Verlag.

Guillaume, M. C., J.-M. Thiaud et G. Teissier, 1963. — Dimorphisme des mâles et gradients de croissance chez Macropodia rostrata L. *Cah. Biol. mar.*, vol. 4, p. 321-352, graph. 1-9, tabl. 1-19.

Guinot, D., 1960*a*. — Les espèces indo-pacifiques du genre Globopilumnus (Crustacea Brachyura Xanthidae). *Mém. Inst. scient. Madagascar*, sér. F, vol. 3, 1959 (1960), p. 97-119, fig. 1-14.

—, 1960*b*. — Révision des genres Euxanthus Dana et Hypocolpus Rathbun (Crust. Decap. Brach.). Remarques sur les cavités sous-hépatiques et les coaptations des Hypocolpus. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, N.S., A, Zool., vol. 20, fasc. 2, p. 153-218, fig. 1-5, pl. 1-12.

— 1964. — Crustacés Décapodes Brachyoures (Xanthidae) des campagnes de la Calypso en Mer Rouge (1952), dans le Golfe Persique et à l'île Aldabra (1954). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., vol. 32, fasc. 1, p. 1-108, 1-11, fig. 1-57, pl. 1-12.

—, 1966-1967. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. I. Les affinités des genres Aethra, Osachila, Hepatus, Hepatella et Actaeomorpha. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 38, nº 5, p. 744-762, fig. 1-24. *Ibid.*, nº 6, 1966 (1967), p. 828-845, fig. 25-41.

—, 1967*a*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. II. Les anciens genres Micropanope Stimpson et Medaeus Dana. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 39, nº 2, p. 345-374, fig. 1-42.

—, 1967*b*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. III. A propos des affinités des genres Dairoides Stebbing et Daira de Haan. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 39, nº 3, p. 540-563, fig. 1-36.

—, 1968*a*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. IV. Observations sur quelques genres de Xanthidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 39, nº 4. 1967 (1968), p. 695-727, fig. 1-60.

—, 1968*b*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. V. Établissement d'un caractère évolutif : l'articulation ischio-mérale des chélipèdes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 40, nº 1, p. 149-166, fig. 1-19, pl. 1.

—, 1968*c*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures.

Source : MNHN, Paris

VI. Les Carpilinae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 40, nº 2, p. 320-334, fig. 1-16, pl. 1-2.

—, 1969*a*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VII. Les Goneplacidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 41, nº 1, p. 241-265, fig. 1-32, pl. 1 ; nº 2, p. 507-528, fig. 33-82, pl. 2 ; nº 3, p. 688-724, fig. 83-146, pl. 3-5.

—, 1969*b*. — Sur divers Xanthidae, notamment sur Actaea de Haan et Paractaea gen. nov. (Crustacea Decapoda Brachyura). *Cah. Pacif.*, nº 13, p. 222-267, fig. 1-36.

—, 1971*a*. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VIII. Synthèse et bibliographie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 42, nº 5, 1970 (1971), p. 1063-1090.

—, 1971*b*. — Sur l'existence d'une deuxième espèce de Liagore de Haan, L. erythematica sp. nov. (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., vol. 42, nº 5, (1970) 1971, p. 1091-1098, fig. 1-5.

—, 1976. — Constitution de quelques groupes naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. I. La superfamille des Bellioidea et trois sous-familles de Xanthoidea Xanthidae (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, vol. 97, p. 1-308, fig. 1-47, pl. 1-19.

—, 1977*a*. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences soutenue le 21 juin 1977 à l'Université Pierre-et-Marie-Curie. 2 vol. *in fol.*, p. I-XV, 1-486, XVI-XXIV, 56 feuilles n. n., 78 fig., 31 pl., 2 fig. n. n., 14 tabl. (Ronéotypé).

—, 1977*b*. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyoures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, vol. 285, p. 1049-1052.

—, 1978*a*. — Examen des théories actuelles de la classification zoologique. *J. Hist. Phil. Sci.* (sous presse).

—, 1978*b*. — Analyse morphogénétique d'une lignée de Crabes : la lignée « parthénoxystomienne » et position systématique du genre *Drachiella* Guinot (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *In* : Volume jubilaire du Prof. Pierre Drach. *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 119, fasc. 1, p. 7-20, fig. 1-3, pl. 1-4.

1978*c*. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bull. biol. Fr. Belg.*, n.s., vol. 112, nº 3, p. 211-292, fig. 1-3, 1 tabl.

Gurney, R., 1924. — Crustacea. Part IX. Decapod larvae. *Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. Terra Nova Exped.* (Zool.), vol. 8, nº 2, p. 37-202.

—, 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. London, Ray Society, VIII + 306 p., 122 fig.

Haan, W. de, 1833-1850. — Crustacea. *In* : P. F. von Siebold, Fauna Japonica, sive Descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus e adumbrationibus illustravit. Lugduni Batavorum, fasc. 1-8, p. I-XXI, VII-XVII, IX-XVI, 1-243, pl. 1-55, A-Q, circ. pl. 2.

Haeckel, E., 1866. — Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, G. Reiner, 2 vol.

Hagen, H. O. von, 1962. — Freilandstudien zur Sexual und Fortpflanzungsbiologie von Uca tangeri in Andalusien. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 51, p. 611-725.

—, 1968. — Studien an peruanischen Winkerkrabben (Uca). *Zool. Jb.*, Syst., vol. 95, p. 395-468, fig. 1-23.

Hansen, H. J., 1924. — Studies on Arthropoda. I. Copenhagen, p. 1-80, pl. 1-4.

—, 1925. — Studies on Arthropoda. II. Crustacea. Copenhagen, Gyldendalske Boghandel, p. 7-176, pl. 1-8.

Harada, E., et H. Kawanabe, 1955. — The Behaviour of the sand-crab, Scopimera globosa de Haan, with special reference to the problem of coaction between individuals. *Jap. J. Ecol.*, vol. 4, nº 4, p. 162-165. (En japonais, avec un résumé en anglais).

Hartnoll, R. G., 1963. — The biology of Manx spider crabs. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, vol. 141, pt 3, p. 423-496, fig. 1-30, tabl. 1-27.

—, 1964. — The freshwater Grapsid crabs of Jamaica. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, vol. 175, nº 2, p. 145-169, fig. 1-14, tabl. 1-2.

—, 1964*a*. — Reduction of the gill number in spider crabs. *Crustaceana*, vol. 7, pt 2, p. 145-148.

—, 1965. — Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, vol. 176, nº 2, p. 113-147, fig. 1-16.

Source : MNHN, Paris

—, 1968*a*. — Morphology of the genital ducts in female crabs. *J. Linn. Soc.* (*Zool.*), vol. 47, n° 312, p. 279-300, fig. 1-14.

—, 1968*b*. — Reproduction in the burrowing crab, Corystes cassivelaunus (Pennant, 1777) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 15, pt 2, p. 165-170, pl. 1-2.

—, 1969. — Mating in the Brachyura. *Crustaceana*, vol. 16, pt 2, p. 161-181.

—, 1972. — The biology of the burrowing crab, Corystes cassivelaunus. *Bijdr. Dierk.*, vol. 42, n° 2, p. 139-155, fig. 1-9, tabl. 1-9.

—, 1972*a*. — Swimming in the hard stage on the pea crab, Pinnotheres pisum (L.). *Jnl nat. Hist.*, vol. 6, p. 475-480, fig. 1-3.

—, 1974. — Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, vol. 27, pt 2, p. 131-136, fig. 1, tabl. 1-2.

—, 1975*a*. — Copulatory structure and function in the Dromiacea, and their bearing in the evolution of the Brachyura. *In* : VIfl European Marine Biology Symposium Sorrento (Naples) 1973. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, vol. 39 (Suppl.), p. 657-676, fig. 1-8.

—, 1975*b*. — The Grapsidae and Ocypodidae (Decapoda : Brachyura) of Tanzania. [Appendix : A key to the females of Uca in East Africa]. *J. Zool., Lond.*, vol. 177, p. 305-328, fig. 1-8, tabl. 1-3.

Hazlett, B. A., 1971. — Interspecific fighting in three species of brachyuran Crabs from Hawaii. *Crustaceana*, vol. 20, pt 3, p. 308-314, fig. 1-4, pl. 1.

Hay, W. P., 1905. — The life history of the blue crab (Callinectes sapidus). *Rep. U.S. Bur. Fish.*, p. 397-413.

Hemming, F., 1954. — Proposed use of the plenary powers to validate the family group name Xanthinae Dana, 1851. *Bull. zool. Nom.*, 9, p. 329-331.

—, 1955. — Proposed validation, under the plenary powers, of the generic name Homalaspis Milne Edwards (A.), 1863, (Class Crustacea, Order Decapoda) (Proposed validation of an error in Opinion 85). *Bull. zool. Nom.*, 11, p. 83-85.

—, 1958. — Official list of generic names in Zoology. First instalment : Names 1-1274. International Trust for Zoological Nomenclature, London, p. I-XXXVI, 1-200.

Henderson, T. R., 1888. — Report on the Anomura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Rep. Voy. Challenger*, vol. 27, n° 1, p. 1-221, 21 pl.

Hennig, W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin, Deutscher Zentralverlag.

—, 1966. — Phylogenetic Systematics. Univ. of Illinois Press, Urbana. Chicago, London, 263 p., 68 fig.

Herbst, J. F. W., 1782-1804. — Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. Berlin und Stralsund, 3 vol., 274 + 226 (216) p., 72 pl. [Pour les dates complètes, cf. Monod, 1956, p. 638].

Hiatt, R. W., 1948. — The biology of the lined shore crab, Pachygrapsus crassipes Randall. *Pacif. Sci.*, vol. 2, p. 135-213, fig. 1-18, pl. 1-2.

Hilgendorf, F., 1879. — Die von Hrn. W. Peters in Moçambique gesammelten Crustaceen. *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 1878 (1879), p. 782-852, pl. 1-4.

Hinsch, G. W., 1868. — Reproductive behavior in the spider crab Libinia emarginata. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 135, p. 273-278.

Hoestlandt, H., 1940. — L'Eriocheir sinensis H. M.-Edw. dans le nord de la France (1937-1939). *Bull. fr. Pisciculture*, n° 121, p. 1-27, fig. 1-9.

—, 1946. — Le Crabe Chinois. *Bull. Soc. cent. Aquic. Pêche*, vol. 53, p. 1-8.

—, 1948. — Recherches sur la biologie de l'Eriocheir sinensis en France (Crustacé Brachyoure). *Annls Inst. océan., Monaco*, vol. 24, n° 1, p. 1-116, fig. 1-54.

Hoffstetter, R., 1972. — Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur : quelques enseignements tirés de l'histoire des Mammifères, p. 1-23. XVIIe Congr. intern. Zoologie, Monte-Carlo, 25-30 septembre 1972. Thème n° 2 : les caractères des Taxa les plus élevés, leur origine et leur signification biologique. (Ronéotypé).

Holthuis, L. B., 1956. — Proposed suppression under the plenary powers (a) of certain names given by C. S. Rafinesque to genera and species of the orders Decapoda and Stomatopoda (Class Crustacea) and (b) of certain specific names currently regarded as senior subjective synonyms of the names of the type

Source : MNHN, Paris

species of the genera « Homola » and « Lissa », both of Leach, 1815, belonging to the foregoing class. Z.N. (S) 374. *Bull. zool. Nom.*, vol. 12, pt 9, p. 227-239.

—, 1962*a*. — Euryala Weber, 1795, and Corystes Latreille, [1802-1803] (Class Crustacea, Order Decapoda) ; proposed action under the plenary powers Z.N. (S.) 1486. *Bull. zool. Nom.*, vol. 19, pt 1, p. 61-62.

—, 1952*b*. — Forty-seven genera of Decapoda (Crustacea) ; proposed addition to the official list. Z.N. (S.) 1499. *Bull. zool. Nom.*, vol. 19, pt 4, p. 232-252.

Hughes, D. A., 1966. — Behavioural and ecological investigations of the crab Oeypode ceratophthalmus (Crustacea : Ocypodidae). *J. Zool., Lond.*, vol. 150, pt 1, p. 129-143, pl. 1.

—, 1973. — On mating and the « copulation burrows » of crabs in the genus Ocypode (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 24, pt 1, p. 72-76, pl. 1.

Hult, J., 1938. — Crustacea Decapoda from the Galapagos Islands collected by Mr. Rolf-Blomberg. *Ark. Zool.*, vol. 30, n° 5, p. 1-18, fig. 1-4, 1 pl.

Huxley, J. S., 1932. — Problems of Relative Growth. London, Methuen, 276 p.

—, 1936. — Growth gradients in the abdominal limbs of the shore-crab. *Nature*, vol. 137, p. 668-670.

—, 1950. — Relative growth and form transformation. *Proc. R. Soc.*, sér. B, n° 137, p. 465-470.

—, 1959. — Clades and grades. *Publs Syst. Assoc.*, vol. 3, p. 21-22.

—, et G. Teissier, 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 121, p. 934.

Huxley, Th.-H., 1877. — A manual of the anatomy of Invertebrated. London, J. et A. Churchill, VI-698 p., 158 fig.

—, On the Classification and the Distribution of the Crayfishes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 752-788, 7 fig.

—, 1881. — Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig.

Ihle, J. E. W., 1913. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. I. Dromiacea. *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIXb, livr. 71, p. 1-96, fig. 1-38, pl. 1-4.

—, 1915. — Ueber einige neue, von der Siboga-Expedition gesammelte Cryptocnemus-Arten, nebts Bemerkungen über die Systematik der Leucosiidae. *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.*, 2e sér., vol. 14, n° 1, p. 59-67.

—, 1916. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. II. Oxystomata, Dorippidae. *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIXb³, livr. 78, p. 97-158, fig. 39-77.

—, 1918. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. III. Oxystomata : Calappidae, Leucosiidae, Raninidae. *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIX b³, livr. 85, p. 159-322, fig. 78-148.

Ingle, R. W., et C. H. Fernando. — On some fresh and brackish water Crustaceans from Ceylon. *Crustaceana*, vol. 6, pt 2, p. 101-109, fig. 1-4.

Junge, G. C. A., Jr., 1934. — Das Skelett und die Kiemen von Hyas araneus Leach. Diss. Amsterdam, p. I-IV, 1-47, pl. 1-4.

Kaestner, A., 1970. — Invertebrate Zoology. Crustacea Vol. 3. (Traduit et adapté de la 2e édition allemande par H. W. Levi et L. R. Levi). New York, London, etc. Interscience Publishers, VII + 523 p. (Decapoda, p. 274-366, fig. 13-6 à 13-36).

Kemp, S., 1919. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. XII. Scopimerinae. *Rec. Indian Mus.*, vol. 16, pt V, n° 22, p. 305-348, fig. 1-21, pl. 12-13.

Kensley, B. F., 1969. — Decapod Crustacea from the south-west Indian Ocean. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 52, p. 149-181, 16 fig.

Kim, H. S., 1966. — Unrecorded Species of Brachyuran decapods from Korea. *Sung Kyun Kwan Univ. J.*, vol. 11, p. 399-412, fig. 1-7, pl. 1-3. (En coréen, avec un résumé en anglais).

—, 1973. — Anomura. Brachyura. *In* : Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea, vol. 14. Samhwa Publishing Company, p. 1-694, fig. 1-265, pl. 1-112, tabl. 1-2, 1 carte. (En coréen, avec un catalogue en anglais, p. 589-670).

Kinne, O., 1963. — Adaptation, A Primary Mechanism of Evolution. *In* : H. B. Whittington and W. D. I. Rolfe, Phylogeny and evolution of Crustacea. Spec. Publ. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass., p. 27-50, fig. 3-9.

—, 1967. — Non-genetic adaptation in Crustacea. *In* : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Erna-

Source : MNHN, Paris

kulam, Jan. 12-15, 1965. Part III. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India, p. 999-1007.

Klunzinger, C. B., 1913. — Die Rundkrabben (Cyclometopa) des Roten Meeres. *Nova Acta Leop. Carol.*, vol. 99, n° 2 (Abhandl. K. Leop.-Carol. Deutschen Akad. Naturforsch., 99, n° 2), p. 97-402 [1-306], 14 fig., pl. 5-11 [1-7].

Knight, M. D., 1968. — The larval development of Raninoides benedicti Rathbun (Brachyura Raninidae), with notes on the pacific records of Raninoides laevis (Latreille). *Crustaceana*, Suppl. 2 (Studies on Decapod larval development), p. 145-169, fig. 1-65, pl. 4, tabl. 1-3.

Knudsen, J. W., 1959*a*. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, II. The life cycle of Lophopanopeus bellus diegensis Rathbun. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 58, pt 2, p. 57-64, pl. 17-19.

—, 1959*b*. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, III. The life cycle of Paraxanthias taylori (Stimpson). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 58, pt 3, p. 138-145, pl. 40-42.

—, 1960*a*. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, IV. The life cycle of Cycloxanthops novemdentatus (Stimpson). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 59, pt 1, p. 1-7, pl. 1-3.

—, 1960*b*. — Reproduction, Life History, and Larval Ecology of the California Xanthidae, the Pebble Crabs. *Pacif. Sci.*, vol. 14, n° 1, p. 3-17, fig. 1-4.

—, 1964*a*. — Observations of the mating process of the spider crab Pugettia producta (Majidae, Crustacea). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 63, pt 1, p. 38-41.

—, 1964*b*. — Observations of the Reproductive cycles and Ecology of the Common Brachyura and Crablike Anomura of Puget Sound, Washington. *Pacif. Sci.*, vol. 18, n° 1, p. 3-33, fig. 1-7.

Koepcke, H. W., et M. Koepcke, 1953. — Contribucion al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas (Decapoda, Crust.). *Publnes Mus. Hist. nat., Lima*, ser. A, Zool., n° 13, p. 1-46, fig. 1-14.

Kollmann, M., 1937. — Coaptation et formes correspondantes chez les Crustacés Décapodes. *Annls Fac. Sci. Marseille*, 2e sér., vol. 10, fasc. 3, p. 117-210 [1-94], fig. 1-81, pl. 1-2.

Kramer, P., 1967. — Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten der Klippenkrabbe Grapsus grapsus L. (Brachyura Grapsidae) auf Galapagos und am ekuadoraisnischen Festland. *Z. Tierpsychol.*, vol. 24, p. 385-402, fig. 1-3.

Krauss, O., 1966. — Phylogenie, Chorologie und Systematik der Odotonpygoideen (Diplopoda, Spirotreptomorpha). *Abh. Senckenb. naturforsch. Ges.*, Frankfurt a.M., vol. 512, 143 p.

—, 1968. — Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. *Zool. Anz.*, vol. 181, n° 1-2, p. 22-38, fig. 1-9.

Kreeft, S., 1952. — The Early Post-larval Stages and Systematic Position of Eurynolambrus australis M. E. and L. (Brachyura). *Trans. R. Soc. N.Z.*, vol. 79, pt 3-4, p. 574-578, pl. 126.

Kretz, J., et W. Büchert, 1940. — Contribuição ao estudo da anatomia e fisiologia do genero Callinectes (Crustacea Decapoda, fam. Portunidae). *Archos Zool. Est. S Paulo*, vol. 1, p. 153-217, fig. 1-22, 1 pl. n. num. *Idem. Revta Mus. paul.*, São Paulo, vol. 24.

Kubo, I., 1936. — A new Homoloid Crab from Japan. *J. imp. Fish. Inst., Tokyo*, vol. 31, n° 2, p. 63-68, pl. 17, tabl. 1.

Lamarck, J.-B. P. A. de, 1801. — Système des animaux sans vertèbres, p. i-viii, 1-432. Paris.

—, 1818. — Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent ; précédée d'une Introduction offrant la Détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, vol. 5, p. 1-612.

Lankester, E. R., 1904. — The Structure and Classification of the Arthropoda. *Q. Jl microsc. Sci.*, vol. 47, p. 523-576, pl. 42.

Latreille, P. A., 1803. — Histoire Naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite aux Œuvres de Leclerc de Buffon, et partie du Cours complet d'Histoire naturelle rédigé par C. S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes. Paris, Dufart, vol. 5, p. 1-407, pl. 38-43.

Laurie, R. D., 1906. — Report on the Brachyura collected by Prof. Herdman, at Ceylon, in 1902. *In* :

Source : MNHN, Paris

W. A. Herdman, Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar. Part V. Suppl. Rep. nº 40, p. 349-432, fig. 1-12, 2 pl.

Leach, W. E., 1818. — Crustacés. S.l., Impr. Le Normant, p. 1-7.

Lebour, M. V., 1934. — The Life-history of Dromia vulgaris. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 241-249, pl. 1-5.

Leene, J., 1938. — Brachygnatha : Portunidae. The Decapoda Brachyura of the Siboga-Expedition. VII. *Siboga-Exped.*, monogr. 39C², p. 1-156, fig. 1-87.

Lighter, F. J., 1974. — A note on a behavioral spacing mechanism of the ghost crab Ocypode ceratophthalmus (Pallas) (Decapoda, family Ocypodidae). *Crustaceana*, vol. 27, pt 3, p. 312-314.

Linnaeus, C., 1758. — Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Stockholm, Salvius, III-823 p.

Linsenmair, K. E., 1965. — Optische Signalisierung der Kopulationhöhle bei der Reiterkrabbe Ocypode saratan Forsk. (Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Naturwissenschaften*, vol. 52, p. 256-257, 2 fig.

—, 1967. — Konstruction und Signalfunktion der Sandpyramide der Reiterkrabbe Ocypode saratan Forsk. (Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Z. Tierpsychol.*, vol. 24, p. 403-456, fig. 1-28, tabl. 1-15.

Lochhead, J. H., 1949. — Callinectes sapidus, p. 447-462. *In* : F. A. Brown, Jr., Selected Invertebrate Types. J. Wiley and Sons.

Löbenthey, E., et K. Beurlen, 1929. — Die fossilen Decapoden der Länder der Ungarischen Krone. *Geol. hung.* (palaeont.), nº 3, p. 1-420, 49 fig., pl. 1-16, 19 tabl.

Lorkovic, Z., 1947. — [Modes artificiels d'accouplement des papillons]. *Glasnik (Period. Biol.)*, sér. II/B, t. 1, p. 86-98, pl. 4 [En serbo-croate, avec un long résumé en français].

—, 1953. — L'accouplement artificiel chez les Lépidoptères et son application dans les recherches sur la fonction de l'appareil génital des Insectes. *Physiologia comp. Oecol.*, vol. 3, nº 2-3, p. 313-320, fig. 1-3, tabl. 1.

—, 1956. — [Variability of the organs of the genital armature in insects due to their functional value]. *Glasnik (Period. Biol.)*, vol. 7, p. 234-235, fig. 1 [En serbo-croate, avec un résumé en anglais].

Lucas, J. S., 1968. — The biology of the Australian Species of the genus Halicarcinus White. Ph. D. Thesis, University of Western Australia.

—, 1970. — Breeding experiments to distinguish two sibling species of Halicarcinus (Crustacea, Brachyura). *J. Zool.*, vol. 160, pt 2, p. 267-278, fig. 1-4, 1 carte, 2 tabl.

—, et E. P. Hongkin, 1970*a*. — Growth and reproduction of Halicarcinus australis (Haswell) (Crustacea, Brachyura) in the Swan estuary, Western Australia. I. Crab instars. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 21, nº 2, p. 149-162, 8 fig., 1 carte, 2 tabl.

—, et E. P. Hodgkin 1970*b*. — Growth and reproduction of Halicarcinus australis (Haswell) (Crustacea, Brachyura) in the Swan estuary, Western Australia. II. Larval stages. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 21, nº 2, p. 163-173, fig. 1-5, 1 tabl.

MacNae, W., 1968. — A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the Indo-West-Pacific regions. *Adv. mar. Biol.*, vol. 6, p. 73-270. (Crustacés, principalement p. 168-181, 200-217, 224, 225, 229-233, 240).

—, et M. Kalk, 1958. — A natural history of Inhaca island, Moçambique. Johannesburg, Witwatersrand University Press, 163 p., 30 fig., 11 pl. [The Crustacea of Inhaca shores, p. 64-83].

MacNeill, F. A., 1926. — Studies in Australian Carcinology. Nº 2. *Aust. Mus.*, vol. 15, nº 1, p. 100-131, fig. 1-4, pl. 9-10.

Macquart, M., 1936. — Étude de quelques coaptations chez les Crustacés. *Trav. Stn biol. Roscoff*, nº 14, p. 1-14, fig. 1-23, pl. 1.

Man, J. G. de, 1887-1888. — Report on the Podophthalmous Crustacea of the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr. John Anderson, F. R. S., Superintendent of the Museum. Parts I-V. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 22, 1887, nº 136-137, p. 1-128 ; vol. 22, 1888, nº 138-140, p. 129-312, pl. 1-19.

—, 1888. — Bericht über die im indischen Archipel von Dr. J. Brock gesammelten Decapoden und Stomatopoden. *Arch. Naturgesch.*, vol. 53, 1887 (1888), p. 215-600, pl. 1-16, 16ª.

—, 1890. — Carcinological studies in Leyden Museum. Nº 4. *Notes Leyden Mus.*, vol. 12, p. 49-126, pl. 3-6.

Source : MNHN, Paris

—, 1892. — Carcinological studies in the Leyden Museum. N° 6. *Notes Leyden Mus.*, vol. 14, p. 225-264, pl. 7-10.

—, 1929. — On a small collection of Decapoda, one of which, a Crangon, caught by the Danish Pacific Expedition at the Jolo Islands, is new to science. *In* : Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. L. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. Kbh.*, vol. 87, p. 105-134, fig. 1-9.

Manning, R. B., 1961. — Some growth changes in the stone crab, Menippe mercenaria (Say). *Q. Jl Fla Acad. Sci.*, vol. 23, n° 4, 1960 (1961), p. 273-277, fig. 1, tabl. 1.

Matthews, L. H., 1930. — Notes on the Fiddler-crab, Uca leptodactyla, Rathbun. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10e sér., p. 659-663.

Mayr, E., 1942. — Systematics and the origin of species from the view point of a zoologist. New York, Columbia University Press, 334 p.

—, 1965. — Classification and phylogeny. *Am. Zool.*, vol. 5, p. 165-174.

—, 1966. — The Proper Spelling of Taxonomy. *Syst. Zool.*, vol. 15, n° 1, p. 88.

—, 1969. — Principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill Book Co.

—, 1974*a*. — Populations, espèces et évolution. Paris, Hermann, xxii-496 p.

—, 1974*b*. — Cladistic analysis or cladistic classification ? *Z. zool. Syst. Evolut.-Forschung.*, vol. 12, p. 94-128, fig. 1-8.

—, E. G. Linsley et R. L. Usinger, 1953. — Methods and principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill Book Co.

Melin, G., 1939. — Paguriden und Galatheiden von Prof. Dr. Sixten Bocks Expedition nach den Bonin-Inseln 1914. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, sér. 3, vol. 18, n° 2, p. 1-119, fig. 1-71.

Melrose, M. J., 1975. — The Marine Fauna of New Zealand : Family Hymenosomatidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Mem. N.Z. oceanogr. Inst.*, vol. 34, p. 1-123, fig. 1-58, pl. 1-2, tabl. 1-4.

Menzies, R. J., 1948. — A revision of the brachyuran genus Lophopanopeus. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, n° 4, p. 1-44, graph. 1-3, pl. 1-6.

Miers, E. J., 1876*a*. — Descriptions of some new Species of Crustacea, chiefly from New Zealand. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 4e sér., vol. 17, p. 218-229.

—, 1876*b*. — Catalogue of the stalk- and sessile-eyed Crustacea of New Zealand. London, E. W. Janson, p. i-xii, 1-136, pl. 1-3.

—, 1879*a*. — Description of new or little-known Species of Maioid Crustacea (Oxyrhyncha) in the Collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 5e sér., vol. 4, p. 1-28, pl. 4-5.

—, 1879*b*. — On a Collection of Crustacea made by Capt. H. C. St. John, R.N., in the Corean and Japanese Seas. Part I. Podophthalmia. With an Appendix by Capt. H. C. St. John. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 18-61, pl. 1-3.

—, 1879*c*. — Crustacea. The Collections from Rodriguez. *In* : An account of the Petrological, Botanical and Zoological Collections made in Kerguelen's Land and Rodriguez during the transit of Venus Expeditions, carried out by order of Her Majesty's Government in the Years 1874-75. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, vol. 168, p. 485-496, (pl. 1).

—, 1879*d*. — On the Classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha, with a Synopsis of the Families, Subfamilies, and Genera. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 14, p. 634-673, pl. 12-13.

—, 1886. — Report on the Brachyura collected by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-76. *In* : Report Scient. Res. Voyage H.M.S. « Challenger », Zoology, Part 49, vol. 17. London, Edinburgh and Dublin, i + 362 p., 29 pl.

Miller, D. C., 1961. — The Feeding Mechanism of Fiddler Crabs, with Ecological Considerations of Feeding Adaptations. *Zoologica, N.Y.*, vol. 46, p. 89-100, fig. 1, pl. 1.

Milne, L. J., et M. J. Milne, 1946. — Notes on the behavior of the Ghost Crab. *Am. Nat.*, vol. 80, n° 792, p. 362-380, fig. 1-5.

Milne Edwards, A., 1860. — Histoire des Crustacés Podophthalmaires fossiles. Tome 1. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 4e sér., vol. 14, p. 129-293 [1-162], pl. 1-10.

—, 1861. — Histoire des Crustacés Podophthalmaires fossiles. Paris, Victor Masson et fils, tome 1, v-162 p., pl. 1-10.

Source : MNHN, Paris

—, 1862. — Faune carcinologiqus de l'île de la Réunion. *In* : L. Maillard, Notes sur l'île de la Réunion, Annexe F, p. 1-16, pl. 17-19.

—, 1862-1865. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 4e sér., vol. 18, 1862, p. 31-85, pl. 1-10. — 4e sér., vol. 20, 1863, p. 273-324, pl. 5-12. — 5e sér., vol. 1, 1864, p. 31-88, pl. 3-9. — 5e sér., vol. 3, 1865, p. 297-351, pl. 5-13.

—, 1865*a*. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 5e sér., vol. 3, p. 297-351, pl. 5-13.

—, 1865*b*. — Études zoologiques sur les Crustacés récents de la famille des Cancériens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, 1re sér., vol. 1, p. 177-308, pl. 11-19.

—, 1867. — Descriptions de quelques espèces nouvelles de Crustacés Brachyures. *Annls Soc. ent. Fr.*, 4e sér. vol. 7, p. 263-288.

—, 1968*a*. — Observations sur la faune carcinologique des îles du Cap-Vert. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 4, p. 49-68, pl. 16-18.

—, 1868*b*. — Description de quelques Crustacés nouveaux provenant des voyages de M. Alfred Grandidier à Zanzibar et à Madagascar. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 4, p. 69-92, pl. 19-21.

—, 1969*a*. — Description d'un Nouveau genre de Crustacé Cancérien. *Annls Soc. ent. Fr.*, 4e sér., vol. 9, p. 167-169, pl. 8.

—, 1969*b*. — Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage de M. A. Bouvier aux îles du Cap Vert. *Rev. Mag. Zool.*, 2e sér., vol. 21, p. 350-355, 374-378, 409-412 [1-13].

—, 1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. Deuxième Partie. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 9, p. 155-332, pl. 4-18.

—, 1873-1881. — Études sur les Xiphosures et les Crustacés de la région mexicaine. *In* : Miss. scient. eu Mexique et dans l'Amér. Centr., Rech. Zool. Faune Amér. Centr. et Mexique, part 5, vol. 1. Paris, Imprimerie Nationale, p. 1-368, pl. 1-61. [Pour les dates de publication, cf. Th. Monod, 1956, p. 642].

—, 1878*a*. — Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage aux îles du Cap-Vert de MM. Bouvier et de Cessac. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 7e sér., vol. 2, p. 225-232 [6-13].

—, 1878*b*. — Mémoire sur les Crustacés Décapodes du genre Dynomène. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 6e sér., vol. 8, art. 3, p. 1-11, pl. 12-14.

—, et E.-L. Bouvier, 1902. — Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878-79), and along the Atlantic Coast of the United States (1880), by the U.S. Coast Survey Steamer « Blake ». XXXIX. Les Dromiacés et Oxystomes. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, vol. 27, nº 1, p. 1-127, pl. 1-25.

Milne Edwards, H., 1834-1837. — Histoire naturelle des Crustacés, Paris. I, 1834, xxxv + 468 p. — II, 1837, 532 p. Atlas.

—, 1844. — Article : Crustacés. *In* : Ch. d'Orbigny, Dictionnaire universel d'Histoire naturelle, vol. 4, p. 380 et suivantes.

—, 1851. — Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes, et sur la morphologie de ces animaux. *Annls Sci. nat.* (Zool.), 3e sér., vol. 16, p. 221-291 [1-71], pl. 8-11.

—, et H. Lucas, 1842-1844. — *In* : A. d'Orbigny, Voyage dans l'Amérique méridionale dans le cours des années 1826-1833. Vol. 6, pt 1, p. 1-39 ; Atlas, vol. 9, pl. 1-17. Paris. [Pour les dates de publication des diverses parties voir Sherborn et Griffin, 1934, *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, vol. 13, nº 73, p. 132].

Miyake, S., 1939. — Notes on Crustacea Brachyura collected by Professor Teiso Esaki's Micronesia Expeditions 1937-1938. Part I. Part II : A Check List of Micronesian Brachyura. Part III. Table showing the distribution of Micronesian Brachyura. *Rec. oceanogr. Wks Jap.*, vol. 10, nº 2, p. 168-197, fig. 1-13 ; p. 198-247, pl. 12-17 [1-6], 1 tabl.

Monod, Th., 1928. — Les Calappa de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, vol. 8, nº 4-6, p. 109-127, 13 fig.

—, 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mém. IFAN*, nº 45, p. 1-674, fig. 1-884, tabl. 1-10.

—, et Ph. Cals, 1971. — Glossaire carcinologique. Document nº 1. Première liste de termes. 68 p. (ronéotypé).

—, et Ph. Cals, sous presse. — Glossaire carcinologique. Document nº 2. Définitions des termes généraux et varia.

Source : MNHN, Paris

MORITA, T., 1974. — On mating behavior of Eriocheir japonica de Haan. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 6, p. 31-47, fig. 1-5, pl. 4-5. (En japonais avec un résumé en anglais).

MOUCHET, S., 1931. — Spermatophores des Crustacés Décapodes Anomoures et Brachyoures et castration parasitaire chez quelques Pagures. Paris, thèse, 203 p., 152 fig., 6 pl.

MURAOKA, K., 1963. — On the Secondary Sexual Characters of the Post-larval Stages of a Shore Crab, Plagusia dentipes de Haan. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 1, p. 54-65, fig. 1-2, pl. 6-10. (En japonais).

—, 1965. — On the Post-larval Stage of Plagusia depressa tuberculata Lamarck (Grapsidae). *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 2, p. 83-90, fig. 1, pl. 10-11. (En japonais avec un résumé en anglais).

—, 1967. — On the post-larval stages of Percnon planissimum (Herbst), Grapsidae. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 3, p. 61-67, fig. 1-2, pl. 7, tabl. 1. (En japonais avec un résumé en anglais).

—, 1971. — On the Post-Larval Stage of Three Species of the Shore Crab, Grapsidae. *Bull. Kanagawa Prefect. Mus.*, vol. 1, n° 4, p. 8-17, fig. 1-3, pl. 7-9, tabl. 1.

NAIDU, R. B., 1954. — A note on the courtship in the sand crab (Philyra scabriuscula (Fabricius)). *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, vol. 52, p. 640-641.

NAUCK, E., 1880. Das Kaugerüst der Brachyuren (mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten, Z.T. von C. Semper). *Z. wiss. Zool.*, vol. 34, p. 1-69, fig. 1-2, pl. 1.

NEEDHAM, A. E., 1950. — The form transformation of the abdomen of the female pea-crab Pinnotheres pisum Leach. *Proc. R. Soc.*, sér. B, n° 886, vol. 137, p. 115-136.

NELSON, G. J., 1974. — Darwin-Hennig Classification : A Reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.*, vol. 23, n° 3, p. 452-458.

NIIYAMA, H., 1959. — A comparative study of the chromosomes in Decapods, Isopods and Amphipods, with some remarks on cytotaxonomy and sex-determination in the Crustacea. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, vol. 7, n° 1-2, p. 1-60, 14 pl.

NISHIMURA, S., 1967. — Male 6rst pleopods of the majid brachyurans Chionoecetes opilio (O. Fabricius) and C. japonicus Rathbun from the Japan Sea. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, vol. 15, n° 3, p. 165-171, 6g. 1-10, tabl. 1-2.

—, et R. MIZUSAWA, 1969. — On the possible natural interbreeding between Chionoecetes opilio (O. Fabricius) and C. japonicus Rathbun (Crustacea : Decapoda), a preliminary report. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, vol. 17, n° 3, p. 193-208, fig. 1-8, pl. 7-8.

NISHIOKA, R. S., 1959. — A comparative histology of the male reproductive system of three portunid crabs. Ms. Thesis, Univ. Hawaii, 70 p. (Non consulté).

NOBILI, G., 1907. — Ricerche sui Crostacei della Polinesia. Decapodi, Stomatopodi, Anisopodi e Isopodi. *Memorie R. Accad. Sci. Torino*, 2e sér., vol. 57, p. 351-430, pl. 1-3.

ODHNER, T., 1925. — Monographierte Gattungen der Krabbenfamilie Xanthidae. I. *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl.*, 4e sér., vol. 29, n° 1 (Meddel. från Göteborgs Mus. Zool., Avd. 37), p. 1-92, fig. 1-7, pl. 1-5.

ORTMANN, A., 1892. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums... V.Theil. Die Abtheilungen Hippidea, Dromiidea und Oxystomata. *Zool. Jb.*, vol. 6, p. 532-588, pl. 26.

—, 1893*a*. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VI.Theil. Abtheilung : Brachyura (Brachyura genuina Boas). I. Unterabtheilung : Majoidea und Cancroidea, 1. Section Portuninea. *Zool. Jb.*, vol. 7, p. 23-88, pl. 3.

—, 1893*b*. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VII.Theil. Abtheilung : Brachyura (Brachyura genuina Boas) II. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Canerinea, 1. Gruppe : Cyclometopa. *Zool. Jb.*, vol. 7, p. 411-495, pl. 17.

—, 1894*a*. — Die Decapoden-Krebse des Strasshurger Museums. VIII.Theil. Abtheilung : Brachyura (Brachyura genuina Boas) III. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Cancrinea, 2. Gruppe : Catometopa. *Zool. Jb.*, vol. 8, p. 683-772, pl. 23.

—, 1894*b*. — Decapoden. *In* : R. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australian und dem Malayischen Archipel. *Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena*, vol. 8, p. 1-80, pl. 1-3.

—, 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zool. Jb.*, vol. 9, p. 409-453.

—, 1901. — Crustacea. *In* : A. GERSTAECKER et A. E. ORTMANN, Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, vol. 5, pt 2 : Malacostraca. Leipzig, p. I-VIII, 1-1319, pl. 1-128.

Source : MNHN, Paris

Oshima, S., 1938. — Biological and fishery research in Japanese blue crab (Portunus trituberculatus) (Miers). *J. imp. Fish. exp. Stn, Tokyo*, vol. 9, p. 208-212.

Parenzan, P., 1931. — Osservazioni biologische sull' Ocypoda ceratophthalma Fabr. *Atti Ist. veneto Sci.*, vol. 90, n° 9/10, 1930 (1931), p. 1001-1008, pl. 14-16.

Pearce, J. B., 1964. — On reproduction in Pinnotheres maculatus (Decapoda : Pinnotheridae). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 127, n° 2, p. 384.

Pearson, J., 1908. — Cancer. *L.M.B.C. Mem. typ. Br. mar. Pl. anim.*, n° 16, p. 1-209, fig. 1-13, pl. 1-13.

Pérez, C., 1928*a*. — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 186, p. 461-463.

—, 1928*b*. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 186, p. 648-650.

—, 1929*a*. — Caractères sexuels chez un crabe Oxyrhynque (Macropodia rostrata L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci, Paris*, vol. 188, p. 91-93 [1-3].

—, 1929*b*. — Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe Oxyrhynque (Macropodia rostrata L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 188, p. 271-272.

—, 1929*c*. — Sur quelques caractères sexuels des Crustacés Décapodes. *X^e Congr. intern. Zool.*, vol. 10 (1927, Budapest), 2^e partie, p. 1142-1146.

—, 1933*a*. — Caractères différentiels des sexes chez le Crabe Pachygrapsus marmoratus. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 113, p. 866-868, fig. n. num.

—, 1933*b*. — Action de la Sacculine sur les caractères sexuels extérieurs de Pachygrapsus marmoratus. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 113, p. 1027-1029, fig. n. num.

—, 1936. — Sur la terminologie de la croissance relative. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 123, p. 1058-1059.

Peters, D. S., et W. F. Gutmann, 1971. — Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions — Reihen. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, vol. 9, p. 237-263.

—, A. Panning et N. Schnachenber, 1933. — Die chinesische Wollhandkrabbe (Eriocheir sinensis H. Milne Edwards) in Deutschland. *Zool. Anz.*, vol. 104, Suppl., viii + 180 p.

Pichon-Viale, D., 1966. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes. *Vie et Milieu*, sér. A : Biol. mar., vol. 17, n° 3A, p. 1235-1271, fig. 1-11, photos 1-4.

Pike, R. B., et D. I. Williamson, 1960. — Larvae of Decapod Crustacea of the families Dromiidae and Homolidae from the Bay of Naples. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, vol. 31, n° 3, p. 553-563, fig. 1-2.

Pretzmann, G., 1962. — Die mediterranen und vorderasiatischen Süsswasserkrabben (Potamoniden). *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 65, p. 205-240, 3 fig., pl. 1-6, 1 carte.

—, 1972. — Die Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura). *Zoologica, N.Y.*, n° 120, 182 p., 31 fig., 732 6g. h.t.

—, 1973. — Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der Pseudothelphusidae. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, vol. 11, n° 3, p. 196-218, fig. 1-31.

—, 1974. — Zur Systematik der Pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 27, pt 3, p. 294-302.

Pyle, E., et E. Cronin, 1950. — The general anatomy of the blue crab Callinectes sapidus Rathbun. *Chesapeake Biol. Lab. Solomon Isl., Md.*, publ. n° 87, p. 1-38, fig. 1-19.

Rathbun, M. J., 1906. — The Brachyura and Macrura of the Hawaian Islands. *Bull. U.S. Fish Commn*, vol. 23, 1903 (1906), pt 3, p. 827-930, i-viii, fig. 1-79, pl. 3-24.

—, 1910. — Brachyura. V. *In* : The Danish Exped. to Siam 1899-1900. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, sér. 7, vol. 5, n° 4, p. 301-367, 44 fig., pl. 1-2, 1 carte.

—, 1918. — The Grapsoid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 97, p. i-xxii, 1-461, fig. 1-172, pl. 1-161.

—, 1925. — The Spider Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 129, p. xx-613, fig. 1-153, pl. 1-283.

—, 1929. — A new crab from the Eocene of Florida. *Proc. U. S. natn. Mus.*, vol. 75, n° 2786, art. 15, p. 1-4, pl. 1-3.

—, 1930. — The Cancroid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 152, xvi + 609 p., 85 fig., 230 pl.

—, 1932. — Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 45, p. 29-38.

Source : MNHN, Paris

—, 1933*a*. — Brachyuran Crabs of Porto Rico and the Virgin Islands. *In* : Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. New York, Acad. Sci., vol. 15, pt 1, p. 1-121, fig. 1-107.

—, 1933*b*. — Descriptions of new species of crabs from the Gulf of California. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 46, p. 147-149.

—, 1937. — The oxystomatous and allied crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, nº 166, p. vi-278, fig. 1-47, pl. 1-86, tabl. 1-87.

—, 1945. — Decapod Crustacea. *In* : H. S. Lann et J. E. Hoffmeister, Geology of Lau, Fiji. *Bull. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 181, p. 373-383, pl. 54-62.

Raw, F., 1955. — The Malacostraca : their origin, relationships and phylogeny. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 12, vol. 8, p. 731-756, fig. A-E, 1 tabl.

Remane, A., 1952. — Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig. (2e édition, 1956).

—, 1961. — Gedanken zum Problem : Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität. *Zool. Anz.*, vol. 166, p. 447-465.

Rensch, B., 1954. — Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die Transspezifische Evolution. Stuttgart, 43fi p.

Rice, A. L., 1964. — The metamorphosis of a species of Homola (Crustacea, Decapoda : Dromiacea). *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, vol. 14, nº 2, p. 221-238, fig. 1-11, 1 tabl.

—, 1968. — Growth « rules » and the larvae of decapod crustaceans. *Jnl nat. Hist.*, vol. 2, p. 525-530.

—, 1970. — Decapod crustacean larvae collected during the International Indian Ocean Expedition. Families Raninidae and Homolidae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), vol. 21, p. 1-24, fig. 1-9.

—, 1971. — Notes on a megalopa and a young crab of the Decapoda Homolidea collected in Sagami Bay. *Researches on Crustacea, Tokyo*, nº 4-5, p. fi2-70, fig. 1-3. (En anglais et en japonais).

—, et K. G. von Levetzov, 1967. — Larvae of Homola (Crustacea : Dromiacea) from South Africa. *Jnl nat. Hist.*, vol. 1, p. 435-453, fig. 1-9.

—, et A. J. Provenzano, Jr., 1970. — The larval stages of Homola barbata (Fabricius) (Crustacea Decapoda, Homolidea) reared in the Laboratory. *In* : Biological Results of the University of Miami Deep-Sea Expeditions, 55. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, vol. 20, nº 2, p. 446-471, fig. 1-15, tabl. 1-3.

—, R. W. Ingle et E. Allen, 1970. — The larval development of the sponge crab, Dromia personata (L.) (Crustacea, Decapoda, Dromiidea), reared in the laboratory. *Vie et Milieu*, sér. A, vol. 21, fasc. 1A, p. 223-240, fig. 1-8, pl. 1, tabl. 1.

Richardson, E. S., 1954. — Note on an eocene Crab. *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, nº 20, p. 219-223, fig. 87-90.

—, et R. K. Dell, 1964. — A New Crab of the genus Trichopeltarion from New Zealand. *Trans. R. Soc. N.Z.* (Zool.), vol. 4, nº 7, p. 145-151, fig. 1-11.

Richer de Forges, B., 1976. — Étude du Crabe des îles Kerguelen : Halicarcinus planatus (Fabricius, 1775) (Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae). Thèse de 3e cycle, Paris, Université Pierre et Marie Curie. (Ronéotypé).

Richters, F., 1880. — Crustacea Decapoda of Mauritius and the Seychelles. *In* : K. A. Möbius, Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seycbellen, Bearbeitet von K. Möbius, F. Richters und E. von Martens..., Berlin, p. 139-178, pl. 15-18.

Roger, J., 1976. — Paléontologie évolutive. Paris, Masson, Collection de Biologie évolutive. Nº 2, vii + 159 p., 50 fig.

Ryan, E. P., 1966. — Pheromone : Evidence in a Decapod Crustacean. *Science*, vol. 151, nº 3708, p. 340-341, 2 tabl.

—, 1967*a*. — Structure and function of the reproductive system of the crab Portunus sanguinolentus (Herbst) (Brachyura : Portunidae). I. The Male System. *In* : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Ernakulam, Jan. 12-15, 1965. Part II. Mandapam Camp, Marine Biological Association, p. 506-521, pl. 1-3. II. The Female System. *Ibid.*, p. 522-544, pl. 1-3, tabl. 1-2.

—, 1967*b*. — The morpbometry of sexually mature instars crabs in the crab Portunus sanguinolentus (Herbst) (Brachyura : Portunidae). *In* : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Ernakulam, Jan. 12-15, 1965. Part II. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India, p. 715-723, fig. 1-3, tabl. 1-2.

Source : MNHN, Paris

SAKAI, T., 1936. — Crabs of Japan. Tokyo, 66 pl.

—, 1937. — Studies on the Crabs of Japan. II. Oxystomata. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig.*, sect. B, vol. 3, suppl. nº 2, p. 67-192, 45 fig., pl. 10-19.

—, 1938. — Studies on the Crabs of Japan, III. Brachygnatha, Oxyrhyncha. Tokyo, Yokendo, p. 193-364, fig. 1-55, pl. 20-41.

—, 1939. — Studies on the Crabs of Japan. IV. Brachygnatha, Brachyrhyncha. Tokyo, Yokendo, p. 365-741, fig. 1-129, pl. 42-111, tabl. 1.

—, 1961. — New species of Japanese crabs from the collection of His Majesty the Emperor of Japan. *Crustaceana*, vol. 3, pt 2, p. 131-150, 6g. 1-4, pl. 3-4.

—, 1965. — The Crabs of Sagami Bay collected by His Majesty the Emperor of Japan. Tokyo, Maruzen Co, p. I-XVI, 1-206, fig. 1-27, (en anglais), p. 1-92 (en japonais), p. 1-32, pl. 1-100, 1 carte.

—, 1969. — Two new genera and twenty new species of crabs from Japan. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 82, p. 243-280, fig. 1-20, pl. 1-2.

—, 1971. — Notes from the Carcinological Fauna of Japan (IV). *Researches on Crustacea, Tokyo*, nº 4-5, p. 138-156, fig. 1-5. (En anglais et en japonais).

—, 1976. — Crabs of Japan and adjacent seas. Volume en anglais, p. XXIX-773, fig. 1-379. Volume de planches, pl. 1-251. Volume en japonais, p. 1-461. Tokyo, Kodansha Ldt.

SAKAI, K., et M. TÜRKAY, 1976. — Bemerkungen zu einigen Ocypoden-Arten (Crustacea Decapoda). *Senckenberg. biol.*, vol. 57, nº 1-3, p. 81-96, fig. 1-16, 1 carte.

SALMON, M., 1965. — Waving Display and Sound Production in the Courtship Behavior of Uca pugilator, with Comparisons to U. minax and U. pugnax. *Zoologica, N.Y.*, vol. 50, nº 3, p. 123-150, fig. 1-7, pl. 1-5, tabl. 1-17.

—, 1967. — Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (Genus Uca). *Anim. Behav.*, vol. 15, nº 4, p. 449-459, fig. 1-7, pl. 9-10, tabl. 1-2.

—, et S. P. AYSAIDES, 1968*a*. — Visual and Acoustical Signalling during Courtship by Fiddler Crabs (Genus Uca). *Am. Zool.*, vol. 8, p. 623-639, fig. 1-10, tabl. 1.

—, —, 1968*b*. — Behavioral, morphological and ecological evidence for two new species of fiddler crabs (genus Uca) from the Gulf coast of the United States. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 81, p. 275-290, fig. 1-7, tabl. 1-2.

—, et J. F. STOUT, 1962. — Sexual discrimination and sound production in Uca pugilator Bosc. *Zoologica, N.Y.*, vol. 47, p. 15-20.

SANKARANKUTTY, C., 1966. — On Decapoda Brachyura from the Gulf of Mannar and Palk Bay. *In* : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Ernakulam, Jan. 12-15, 1965. Part I. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India, p. 347-362, fig. 1-33, pl. 1-2, 1 carte.

—, 1968. — The first male pleopod in Norwegian Decapoda Brachyura. *Sarsia*, nº 31, p. 43-56, fig. 1-6.

—, 1975. — On a new species of Hexapus De Haan (Decapoda, Goneplacidae) from Cochin. *Crustaceana*, vol. 28, pt 1, p. 1-5, fig. 1-2.

SAROJINI, S., 1961. — The Androgenic Organ in Some Indian Crustacea. I. *J. zool. Soc. India*, vol. 13, nº 2, p. 188-193, fig. 1-2, tabl. 1.

SAVAGE, T., 1971. — Mating of the Stone Crab, Menippe mercenaria (Say) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 20, pt 3, p. 315-316, pl. 1.

SCHÄFER, W., 1954. — Form und Funktion der Brachyuren-Schere. *Abh. Senckenb. naturforsch. Ges.*, nº 489, p. 1-65, fig. 1-128.

SCHELLENBERG, A., 1928. — Krebstiere oder Crustacea, II. Decapoda, Zehnfüsser (14. Ordnung). *In* : F. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands und der eingrenzenden Meeresteile. Jena, G. Fischer, 10, 146 p., 110 fig.

SCHMINKE, H. K., 1976. — The ubiquitous telson and the deceptive furca. *Crustaceana*, vol. 30, pt 3, p. 292-300, fig. 1-13.

SCHMITT, W. L., 1921. — The Marine Decapod Crustacea of California with special reference to the Decapod Crustacea collected by the United States Bureau of Fisheries Steamer « Albatross » in connection with the Biological Survey of San Francisco Bay during the years 1912-1913. *Univ. Calif. Publs Zool.*, vol. 23, p. 1-469, fig. 1-165, pl. 1-50.

Source : MNHN, Paris

Schöne, H., 1961. — Complex behavior. *In* : T. H. Waterman, ed., The Physiology of Crustacea, vol. II. New York, Academic Press, chap. 13, p. 465-520, fig. 1-22, tabl. 1-3.

—, 1968. — Agonistic and sexual Display in Aquatic and Semi-Terrestrial Brachyuran Crabs. *Am. Zoologist*, vol. 8, n° 3, p. 641-654, fig. 1-9.

—, et H. Schöne, 1963. — Balz und andere Verhaltensweisen der Mangrovekrabbe Goniopsis cruentata Latr. *Z. Tierpsychol.*, vol. 20, p. 641-656.

Secretan, S., 1964. — Les Crustacés Décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, vol. 14, p. 1-223, fig. 1-114, tabl. 1-2, pl. 1-20. [Thèse Fac. Sci., Univ. Paris].

—, 1966. — Transformations squelettiques liées à la céphalisation chez les Crustacés Décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 262, sér. D, p. 1062-1065.

—, 1972. — L'évolution segmentaire squelettique des Crustacés supérieurs. *24th Intern. Geol. Congr. Montreal*, sect. 7, p. 612-620, 8 fig.

Serène, R., 1961-1962. — Les espèces indo-pacifiques d'Actea [*sic*] et celles des genres Pseudactea [*sic*] et Banareia. *Bull. Soc. zool. Fr.*, vol. 86, n° 2-3, p. 195-212. *Id.* (2e partie), *ibid.*, vol. 86, n° 6, 1961 (1962), p. 673-693, fig. 1-2, pl. 1.

—, 1964. — Goneplacidae et Pinnotheridae. *In* : Papers from Dr Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. 80. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, vol. 126, p. 181-282, fig. 1-22, pl. 16-24.

—, 1965. — Guide for curators of Brachyuran collections in Southeast Asia. Bangkok Applied Scientific Research Corporation of Thailand, 1965, p. 3-65.

—, 1968. — The Brachyura of the Indo-West Pacific region. *In* : Prodromus for a Check List of the (non-planctonic) Marine Fauna of Southeast Asia. Unesco, Singapore, Spécial publication n° 1, Fauna III Cc3, p. 33-112. (Ronéotypé).

—, 1969. — Notes on two rare species of Brachyura in the Colombo Museum. *Spolia zeylan.*, vol. 31, pt 2, p. 1-9, fig. 1-7, pl. 1.

—, 1974. — Note on the genera and species of the Camptandriinae Stimpson 1858 (Decapoda, Brachyura : Ocypodidae). *Treubia*, vol. 38, pt 3, p. 59-68, fig. 1-5.

Serène, R., et Bui Thi Lang, 1959. — Observations sur les premiers pléopodes mâles d'espèces d'Actaea (Brachyures) du Viêt-Nam. *Annls Fac. Sci. Saigon*, p. 285-300 fig. 1-4.

—, et S. Kumar, 1971. — Rediscovery of Three Species of Brachyura in Malaysia. *Federation Mus. J.*, vol. 16, N.S., p. 75-84, fig. 1-11, pl. 9-10.

—, et P. Lohavanijaya, 1973. — The Brachyura (Crustacea : Decapoda) collected by the Naga Expedition, including a review of the Homolidae. *In* : Scientific Results of Marine Investigations of the South China Sea and the Gulf of Thailand 1959-1961. *Naga Report*, vol. 4, pt 4, p. 1-186, fig. 1-186, pl. 1-21, 1 carte.

—, et S. Lundoer, 1974. — Observations on the male pleopod of the species of Ilyoplax Stimpson with a key to the identification of the species. *Res. Bull. Phuket Mar. biol. Center*, n° 3, p. 1-10, fig. 1-11.

—, et K. Romimontarto, 1969. — Observations on the species of Dorippe from the Indo-Malayan region. *Mar. Res. Indonesia*, n° 9, p. 1-35, fig. 1-29, pl. 1-6.

—, et C. L. Soh, 1970. — New indo-pacific genera allied to Sesarma Say 1817 (Brachyura, Decapoda, Crustacea). *Treubia*, vol. 27, pt 4, p. 387-416, pl. 1-8.

—, et —, 1976. — Brachyura collected during the Thai Danish Expedition (1966). [Description du genre Drachiella Guinot gen. nov.]. *Res. Bull. Phuket Mar. biol. Center*, n° 12, p. 1-37, fig. 1-28, pl. 1-8.

—, et A. F. Umali, 1972. — The family Raninidae and other new and rare species of Brachyuran Decapods from the Philippines and adjacent regions. *Philipp. J. Sci.*, vol. 99, n° 1-2, 1970 (1972), p. 21-105, fig. 1-131, pl. 1-9.

Sharov, A. G., 1966. — Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects. Intern. Ser. Monogr. in pure and applied Biology, Div. : Zoology, vol. 30. Oxford, Pergamon Press, xii + 271 p., 89 fig., 4 tabl.

Shen, C-J., 1931. — The Crabs of Hong Kong. Part I. *HongKong Nat.*, vol. 2, n° 2, p. 92-110, fig. 1-11, pl. 4-10.

Sibley, C. G., 1961. — Hybridization and isolating mechanism. *In* : W. F. Blair (ed.), Vertebrate Speciation, p. 69-88. Austin, Univ. Texas Press.

Source : MNHN, Paris

SIEWING, R., 1956. — Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea). *Zool. Jb.*, (Anat. Ontog.), vol. 75, n° 4, p. 39-176, 72 fig.

SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of Classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. 85, p. 1-350.

—, 1959. — Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. *Evolution, Lancaster, Pa.*, vol. 13, p. 405-414.

—, 1961. — Principles of animal taxonomy. New York, Columbia University Press, 247 p.

—, 1971. — Concluding remarks : Mesozoic mammals revisited. *In* : D. M. KERMACK, et K. A. KERMACK, Early Mammals. *Zool. J. Linn. Soc.*, vol. 50, suppl. 1, p. 181-198.

—, 1971*a*. — Methods and strategies in taxonomic research. *Syst. Zool.*, vol. 20, n° 3, p. 426-433.

SMALLEY, A. E., 1964. — A Terminology for the Gonopods of the American River Crabs. *Syst. Zool.*, vol. 13, n° 1, p. 28-31, fig. 1.

SNODGRASS, R. E., 1936. — The male genitalia (including arthropods other than insects). *In* : Morphology of the insect abdomen. Part III. *Smithson. misc. Collns*, vol. 95, n° 14, p. 1-19, 38-48, fig. 1-4, 14-18.

—, 1938. — Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson. misc. Collns*, vol. 97, n° 6, p. 1-159.

—, 1950. — Comparative studies on the jaws of mandibulate arthropods. *Smithson. misc. Collns*, vol. 116, n° 1, p. 1-85, fig. 1-25.

—, 1951. — Comparative studies on the head of mandibulates Arthropods. Ithaca, N.Y., Comstock Publ. Co, 181 p., 37 fig.

—, 1952. — A textbook of Arthropod anatomy. Ithaca, N.Y., Comstock Publ. Ass., 363 p., 86 fig.

—, 1956. — Crustacean metamorphoses. *Smithson. misc. Collns*, vol. 131, n° 10, p. 1-78, fig. 1-28.

—, 1965. — A Textbook of Arthropod Anatomy. New York and London, Hafner, 363 p., 88 fig.

SNOW, C. D., et J. R. NEILSEN, 1966. — Premating and Mating behavior of the Dungeness Crab (Cancer magister Dana). *J. Fish. Res. Bd Can.*, vol. 23, n° 9, p. 1319-1323, fig. 1-8.

SPALDING, J. F., 1942. — The Nature and Formation of the Spermatophore and Sperm Plug in Carcinus Maenas. *Q. Jl microsc. Sci.*, n.s., vol. 83, fig. 1-8, pl. 18.

STEBBING, T. R. R., 1920. — South African Crustacea (Part X of S.A. Crustacea, for the Marine Investigations of South Africa). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 17, pt 4, p. 231-272, pl. 18-27.

—, 1921. — South African Crustacea (Part XI of S.A. Crustacea, for the Marine Investigations of South Africa). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 18, pt 4, p. 453-468, pl. 13-20.

STAUBER, L. A., 1945. — Pinnotheres ostreum, parasitic on the American oyster, Ostrea (Gryphaea) virginica. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 88, n° 3, p. 269-291, pl. 1-4.

STEPHENSEN, K., 1945. — The Brachyura of the Iranian Gulf. With an Appendix : The Male Pleopoda of the Brachyura. *In* : Danish scientific Investigations in Iran, Part IV. Copenhague, E. Munksgaard, p. 57-237, fig. 1-60.

STEPHENSON, W., 1961. — The Australian portunids (Crustacea : Portunidae). V. Recent collections. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 12, n° 1, p. 92-128, fig. 1-4, pl. 1-5.

—, 1966. — A morphometric analysis of certain western American swimming crabs of the genus Portunus Weber, 1795. *In* : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Ernakulam, Jan. 12-15-1965. Part I. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India, p. 363-386, fig. 1-13, 1 carte, pl. 2.

—, 1975. — The Portunidae (Decapoda Brachyura) of the Snellius Expedition (Part II). *In* : Biological Results of the Snellius Expedition, XXVI. *Zool. Meded., Leiden*, vol. 75, n° 14, p. 173-206, fig. 1-7, pl. 1-3.

—, et B. CAMPBELL, 1959. — The Australian portunids (Crustacea : Portunidae). III. The genus Portunus. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 10, n° 1, p. 84-124, fig. 1-3, pl. 1-5.

—, —, 1960. — The Australian portunids (Crustacea : Portunidae). IV. Remaining genera. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 11, n° 1, p. 73-122, fig. 1-3, pl. 1-6.

—, et S. COOK, 1970. — New records of portunids from Southern Queensland. *Mem. Qd. Mus.*, vol. 15, pt 4, p. 331-334.

—, —, 1973. — Studies of « Portunus gladiator complex » and related species of Portunus (Crustacea : Decapoda). *Mem. Qd. Mus.*, vol. 16, n° 3, p. 415-424, fig. 1-10.

Source : MNHN, Paris

—, et J. J. Hurson, 1957. — The Australian portunids (Crustacea : Portunidae). I. The genus Thalamita. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 8, n° 3, p. 312-368, fig. 1-5, pl. 1-10.

—, —, et B. Campbell, 1957. — The Australian portunids (Crustacea, Portunidae). II. The genus Charybdis. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 8, n° 4, p. 491-507, fig. 1-3, pl. 1-5.

—, et M. Rees, 1967. — Some portunid crabs from the Pacific and Indian Oceans in the collections of the Smithsonian Institution. *Proc. U.S. natn. Mus.*, vol. 120, n° 3556, p. 1-114, fig. 1-38, pl. 1-9, tabl. 1-2.

—, —, 1968. — A revision of the genus Ovalipes Rathbun, 1898 (Crustacea, Decapoda, Portunidae). *Rec. Aust. Mus.*, vol. 27, n° 11, p. 213-261, fig. 1-4, pl. 35-42.

Števcic, Z., 1971*a*. — Šistematski polozaj porodice Tymolidae (Decapoda, Brachyura). [Systematic position of the family Tymolidae (Decapoda, Brachyura)]. *Arkiv Biol. Nauka*, vol. 21, n° 1-4, 1969 (1971), p. 71-80. (Existe en croate et en anglais).

—, 1971*b*. — The main features of brachyuran evolution. *Syst. Zool.*, vol. 20, n° 3, p. 331-340.

—, 1971*c*. — The pathways of brachyuran evolution. Sarajevo, p. 187-193.

—, 1973. — The systematic position of the family Raninidae. *Syst. Zool.*, vol. 22, n° 4, p. 625-632.

—, 1974. — La structure céphalique et la classification des Décapodes Brachyoures. *Biol. Vest.* (Ljubljana), vol. 22, n° 2, p. 241-250.

—, 1975. — Strujanja u suvremenoj sistematici [Tendances de la systématique moderne]. *Biosistematika*, vol. 1, n° 1, p. 1-13.

Stimpson, W., 1858*a*. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars IV. Crustacea Cancroidea et Corystoidea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, vol. 10, p. 31-40 [29-37)].

—, 1858*b*. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionelem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars V. Crustacea Ocypodoidea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, vol. 10, p. 93-110 [39-56].

—, 1858*c*. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars VI. Crustacea Oxystomata. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, vol. 10, p. 159-163 [57-61]. Pars VII. Crustacea Anomoura. *Ibid.*, p. 225-252 [63-90].

—, 1859. — Notes on North American Crustacea, N° 1. *Ann. Lyc. nat. Hist. N.Y.*, vol. 7, p. 49-93 [1-47], pl. 1.

—, 1860. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars VIII. Crustacea Macrura. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, p. 22-47 [91-116], 1 fig.

—, 1863. — On the classification of the Brachyura, and on the homologies of the antennary joints in Decapod Crustacea. *Am. J. Sci.*, 2e sér., vol. 35, p. 139-142. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 3e sér., vol. 11, p. 233-237.

—, 1871*a*. — Preliminary Report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida, by L. F. de Pourtales... Part I. — Brachyura. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, vol. 2, n° 2, p. 109-160.

—, 1871*b*. — Notes on North American Crustacea, in the Museum of the Smithsonian Institution. N° III. *Ann. Lyc. nat. Hist. N.Y.*, vol. 10, p. 92-136.

—, 1907. — Report on the Crustacea (Brachyura and Anomura) collected by the North Pacific Exploring Expedition, 1853-1856. *Smithson. misc. Collns*, vol. 49, n° 1717, p. 1-240, pl. 1-26.

Straelen, V., Van, 1923. — Note sur la position systématique de quelques Crustacés décapodes de l'époque crétacée. *Bull. Acad. r. Belg. Class. Sci.*, 5e sér., vol. 9, p. 116-125, fig. 1-6.

—, 1925. — Contribution à l'étude des Crustacés décapodes de la période Jurassique. *Mém. Acad. r. Belg. Class. Sci.*, sér. 2, vol. 7, 462 p., 170 fig., 10 pl.

—, 1928. — Sur les Crustacés Décapodes Triasiques et sur l'origine d'un phylum de Brachyoures. *Bull. Acad. r. Belg. Class. Sci.*, sér. 5, vol. 14, n° 10-11, p. 496-516, 3 fig.

Source : MNHN, Paris

SUGIYAMA, Y., 1961. — The social structure of a sand crab Scopimera globosa de Haan, with special reference to its population. *Seiro-seitai, Kyoto*, vol. 10, p. 10-17. (Non consulté).

TAKAHASI, S., 1935. — Ecological notes on the ocypodian crabs (Ocypodidae) in Formosa, Japan. *Annotnes zool. jap.*, vol. 15, p. 78-87, pl. 6, tabl. 1-3.

TAKASHIBA, A., 1934. — Biology of Neptunus trituberculatus Miers, with special reference to the weight changes in relation to lunar cycle. *Proc. scient. Fishery Ass., Tokyo*, vol. 6, p. 86-96. (En japonais).

TAKEDA, M., 1973. — Studies on the Crustacea Brachyura of the Palau Islands. I. Dromiidae, Dynomenidae, Calappidae, Leucosiidae, Hymenosomatidae, Majidae and Parthenopidae. *Bull. Lib. Arts & Sci. Course, Nihon Univ. Sch. Med.*, vol. 1, p. 75-122, fig. 1-6, pl. 2-3.

—, et S. MIYAKE, 1968*a*. — Pilumnid crabs of the family Xanthidae from the West Pacific. I. Twenty-three species of the genus Pilumnus, with description of four new species. *Occ. Pap. zool. Lab. Fac. Agric., Kyushu*, vol. 1, n° 1, p. 1-60, fig. 1-13, pl. 1-3.

—, —, 1968*b*. — Crabs from the East China Sea. I. Corystoidea and Brachygnatha Brachyrhyncha. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, vol. 14, n° 4, p. 541-582, 6g. 1-11, pl. 6.

—, —, 1969*a*. — Crabs from the East China Sea. II. Addition to Brachygnatha Brachyrhyncha. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, vol. 15, n° 4, p. 449-468, fig. 1-4.

—, —, 1969*b*. — Crabs from the East China Sea. III. Brachygnatha Oxyrhyncha. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, vol. 15, n° 4, p. 469-521, fig. 1-12, pl. 17-18.

—, —, 1969*c*. — A small collection of crabs from New Zealand. *Occ. Pap. zool. Lab. Fac. Agric., Kyushu*, vol. 2, n° 8, p. 157-193, fig. 1-7, pl. 1-3.

—, —, 1969*d*. — Pilumnid crabs of the family Xanthidae from the West Pacific. II. Twenty-one species of four genera, with description of four new species. *Occ. Pap. zool. Lab. Fac. Agric., Kyushu*, vol. 2, n° 7, p. 93-156, 6g. 1-18.

—, —, 1970. — Crabs from the East China Sea, IV. Gymnopleura, Dromiacea and Oxystomata. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, vol. 16, n° 3, p. 193-235, 6g. 1-6, pl. 1.

—, 1972. — New Crabs from the Sea around the Tsushima Islands. *Bull. natn. Sci. Mus., Tokyo*, vol. 15, n° 2, p. 253-265, fig. 1-5.

TEISSIER, G., 1928. — Sur quelques dysharmonies de croissance des Crustacés Brachyures. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 99, p. 1934-1935.

—, 1933*a*. — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez Macropodia rostrata L. *Bull. biol. Fr. Belg.*, vol. 67, p. 401-444, 2 fig., 16 graph., 2 tabl.

—, 1933*b*. — Les Lois élémentaires de la Croissance. *Ann. Soc. r. Sci. méd. nat.*, n° 3-4, 42 p., 9 fig.

—, 1934*a*. — Sur la croissance du céphalothorax des Portunus. *Bull. Soc. zool. Fr.*, vol. 59, p. 200-203.

—, 1934*b*. — Description quantitative de quelques croissances complexes. *Ann. physiol.*, vol. 10, p. 359-376.

—, 1935*a*. — Les procédés d'études de la croissance relative. Signification de la loi de dysharmonie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, vol. 60, p. 292-307.

—, 1935*b*. — La loi de Dyar et la croissance des Arthropodes. Volume jubilaire du Professeur E.-L. Bouvier, p. 335-342.

—, 1936*a*. — Comparaison biométrique de deux espèces du genre Maia (Crustacés Brachyoures). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 204, p. 67-70.

—, 1936*b*. — Croissance comparée des formes locales d'une même espèce. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, vol. 2, p. 627-634.

—, 1936*c*. — Les lois quantitatives de la croissance. *Ann. Physiol.*, vol. 12, p. 527-573.

—, 1937*a*. — Allométrie de taille et variabilité. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 124, p. 1071.

—, 1937*b*. — Sur la variabilité du taux d'accroissement lors de la mue des Crustacés Décapodes. Soixante-dixième Congrès des Sociétés Savantes, p. 303-305.

—, 1938. — Sur le mécanisme de l'évolution. Revue trimestrielle de l'Encyclopédie française, n° 3, p. 11-14.

—, 1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, vol. 11, p. 344-357.

—, 1955. — Allométrie de taille et variabilité chez Maia squinado. *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 92, p. 221-264.

Source : MNHN, Paris

—, 1960. — Relative growth. *In* : T. H. Waterman, ed., The Physiology of Crustacea. Vol. I. New York and London, Academic Press, chap. 16, p. 537-560, fig. 1-5.

Tesch, J. J., 1915. — The Catometopous genus Macrophthalmus as represented in the Collection of the Leiden Museum. XII. *Zoöl. Meded., Leiden*, vol. 1, nº 3-4, p. 149-204, pl. 5-9.

—, 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I, Hymenosomatidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIXc, livr. 82, févr. 1918, p. 1-148, pl. 1-6. *Id.* II, Goneplacidae and Pinnotheridae. *Ibid.*, Monogr. XXXIXc¹, livr. 84, août 1918, p. 149-295, pl. 7-18.

—, 1918*a*. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I, Hymenosomatidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae, *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIXc, livr. 82, févr. 1918, p. 1-148, pl. 1-6.

—, 1918*b*. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. II, Goneplacidae and Pinnotheridae. *In* : Siboga-Expeditie, Monogr. XXXIXc¹, livr. 84, août 1918, p. 149-295, pl. 7-18.

Tinbergen, N., 1952. — « Derived » activities ; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Q. Rev. Biol.*, vol. 27, nº 1, p. 1-32, fig. 1-11.

Türkay, M., 1970. — Die Gecarcinidae Amerikas. Mit einem Ahhang über Ucides Rathbun (Crustacea : Decapoda). *Senckenberg. biol.*, vol. 51, nº 5-6, p. 333-354, fig. 1-11, 2 cartes.

—, 1973. — Die Gecarcinidae Afrikas (Crustacea Decapoda). *Senckenberg. biol.*, vol. 54, nº 1-3, p. 81-103, fig. 1-18, 2 cartes.

—, 1974. — Die Gecarcinidae Asiens und Ozeaniens. (Crustacea : Decapoda). *Senckenberg. biol.*, vol. 55, nº 4/6, p. 223-259, fig. 1-19.

—, 1975. — Zur Kenntnis der Gattung Euchirograpsus mit Bemerkungen zu Brachygrapsus und Litocheira. *Senckenberg. biol.*, vol. 56, nº 1/3, p. 103-132, fig. 1-29.

—, 1975*a*. — Statement : Die Bedeutung des Gonopodenaufbaus für die Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen bei dekapoden Crustaceen. *In* : Ontogenetische und konstruktive Gesichtpunkte bei phylogenetischen Rekonstruktionen. *Aufs. Reden Senckenberg. naturforsch. Ges.*, vol. 27, p. 114-115.

—, 1976. — Decapoda Reptantia von der portugiesischen und marokkanischen Küste Auswertung der Fahrten 8, 9e (1967), 19 (1970), 23 (1971) und 36 (1975) von F.S. « Meteor ». « Meteor » Forsch.-Ergebnisse, D, nº 23, p. 23-44, fig. 1-35.

—, et K. Sakai, 1976. — Die Gecarcinidae von Japan (Crustacea Decapoda). *Researches on Crustacea, Tokyo*, nº 7, p. 11-22, fig. 1-22, pl. 1, 2. (En anglais et en japonais).

Tweedie, M. W. F., 1950*a*. — A Collection of Crabs from Aor Island, South China Sea. *Bull. Raffles Mus.*, nº 21, p. 83-96, fig. 1-3.

—, 1950*b*. — The fauna of Cocos-Keeling Islands, Brachyura and Stomatopoda. *Bull. Raffles Mus.*, nº 22, p. 105-148, fig. 1-4, pl. 16-17.

—, 1950*c*. — Grapsoid crabs from Labuan and Sarawak. *Sarawak Mus. J.*, vol. 5, nº 2, p. 338-369, fig. 1-9.

—, 1952. — Two crabs of the sandy shores. *Malay. Nat. J.*, vol. 7, p. 3-10, fig. 1-2.

Tyndale-Biscoe, M., et R. W. George, 1962. — The Oxystomata and Gymnopleura (Crustacea, Brachyura) of Western Australia with Descriptions of Two New Species from Western Australia and One from India. *J. Proc. R. Soc. West. Aust.*, vol. 45, pt 3, p. 65-96, fig. 1-9, pl. 1-3.

Urita, T., 1936. — Dimensional, morphological and zoogeographical study of Japanese Crabs of the genus Telmessus. *Scient. Rep. Töhoku Univ.*, vol. 11, nº 1, p. 69-89, fig. 1-7, tabl. 1-9.

Vachon, M., 1975. — Concept et rôle du caractère en classification. Proc. 6th Intern. Congr., 1974, p. 3-6.

—, G. Rousseau et Y. Laissus, 1972. — Inédits de Lamarck. Paris, Masson, 311 p.

Vernet-Cornubert, G., 1957. — Note préliminaire sur la transformation de la pince des mâles du Crabe Oxyrhynque Pisa tetraodon (Pennant). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, vol. 244, nº 8, p. 1085-1087, fig. A.

—, 1958. — Recherches sur la sexualité du Crabe Pachygrapsus marmoratus (Fabricius). *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 96, nº 3, p. 101-276, fig. 1-49, tabl. 1-29.

Verwey, J., 1930. — Einiges über die Biologie ost-indischer Mangrovekrabben. *Treubia*, vol. 12, livr. 2, p. 167-261, fig. 1-20, pl. 6-14.

Source : MNHN, Paris

Via, L., 1969. — Crustáceos Decápodos del Eoceno Español. (Nº 91-94 de *Pirineos*, Inst. Est. Pirenaicos). Jaca, 479 p., 41 fig., pl. 1-39, encadrés 1-16.

Wagner, W., 1955. — Die Bewertung morphologischer Merkmale in den unteren taxonomischen Kategorien aufgezeigt an Beispielen aus der Taxonomie der Zikaden. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, vol. 53, p. 75-108.

Walker, A. O., 1887. — Notes on a Collection of Crustacea from Singapore. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 20, p. 107-117, pl. 6-9.

Ward, M., 1942. — Notes on the Crustacea of the Desjardins Museum, Mauritius Institute, with descriptions of new genera and species. *Bull. Maurit. Inst.*, vol. 2, pt 2, p. 49-113, pl. 5-6.

Warner, G. F., 1967. — The life history of the mangrove tree crab, Aratus pisoni. *J. Zool., Lond.*, vol. 153, p. 321-335, fig. 1-6.

—, 1969. — The occurence and distribution of crabs in a jamaican mangrove swamp. *J. Anim. Ecol.*, vol. 38, p. 379-389, fig. 1-3, tabl. 1.

—, 1970. — Behaviour of two species of grapsid crab during intraspecific encounters. *Behaviour*, Netherl., vol. 36, nº 1-2, p. 9-19, fig. 1.

Waterman, T. H. (Edit.), 1960-1961. — The Physiology of Crustacea. New York and London, Academic Press. 1960, vol. 1 ; 1961, vol. 2.

—, et F. A. Chace Jr., 1960. — General Crustacea Biology. *In* : T. H. Waterman, ed., The Physiology of Crustacea, vol. 1. New York and London, Academic Press, chap. 1, p. 1-33, pl. 1-6, 1 tabl.

Wear, R. G., 1968. — Life-history studies on New Zealand Brachyura. 2. Family Xanthidae larvae of Heterozius rotundifrons A. Milne Edwards, 1867, Ozius truncatus H. Milne Edwards, 1834, and Heteropanope (Pilumnopeus) serratifrons (Kinahan, 1856). *N.Z. Jl mar. Freshw. Res.*, vol. 2, nº 2, p. 293-332, fig. 1-88. *Id.* 3. Family Ocypodidae. First stage zoea larva of Hemiplax hirtipes (Jacquinot, 1853). *Ibid.*, vol. 2, nº 4, p. 698-707, fig. 1-9, 1 tabl.

—, 1970. — Notes and Bibliography on the Larvae of Xanthid Crabs. *Pacific Sci.*, vol. 24, nº 1, p. 84-89.

—, et E. J. Batham, 1975. — Larvae of the deep sea crab Cymonomus bathamae Dell, 1971 (Decapoda, Dorippidae) with observations on larval affinities of the Tymolinae. *Crustaceana*, vol. 28, pt 2, p. 113-120, fig. 1-8.

Werner, F. C., 1968. — Worteelemente. Lateinisch-griechischer Fachausdrücke. Veb Max Niemayer Verlage-Halle.

—, 1970. — Die Benennung der Organismen und Organe. Veb Max Niemayer Verlage-Halle.

Werner, Y. L., 1969. — Some Suggestions for the Standard Expression of Measurements. *Syst. Zool.*, vol. 20 nº 2, p. 249-252, 1 fig.

Weymouth, F. W., 1914. — Contribution to the life-history of the Pacific coast edible crab (Cancer magister). *Rep. Br. Columbia Commn Fish.*, p. 123-129, fig. 1-8.

Wiersma, C. A. G., et S. H. Ripley, 1952. — Innervation patterns of crustaceans limbs. *Physiologia comp. Oecol.*, vol. 2, nº 4, p. 391-405, fig. 1-6.

Williams, A. B., 1965. — Marine decapod crustaceans of the Carolinas. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, vol. 65, nº 1, p. i-xi, 1-298, fig. 1-252.

—, 1974*a*. — The swimming crabs of the genus Callinectes (Decapoda : Portunidae). *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, vol. 72, nº 3, p. 685-798, fig. 1-27.

—, 1974*b*. — A new species of Hypsophrys (Decapoda : Homolidae) from the Straits of Florida, with notes on related crabs. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 87, nº 42, p. 485-492, fig. 1-12.

Williams, G., et A. E. Needham, 1938. — On relative growth in Pinnotheres pisum. *Proc. zool. Soc. Lond.*, vol. 108, sér. A, p. 539-556, fig. 1-9.

Williamson, D. I., 1965. — Some larval stages of three Australian crabs belonging to the families Homolidae and Raninidae, and observations on the affinities of these families (Crustacea : Decapoda). *Aust. J. mar. Freshw. Res.*, vol. 16, p. 369-398, fig. 1-7, tabl. 1.

—, 1974. — Larval characters and the origin of crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Thalassia*, vol. 10, nº 1-2, p. 401-414, fig. 1-5.

Williamson, H. C., 1904. — Contribution to the life-histories of the edible crab (Cancer pagurus) and of other decapod Crustacea : Impregnation, spawning, casting, distribution, rate of growth. *Rep. Fish. Scotl.*, vol. 22, nº 3, p. 100-140.

Source : MNHN, Paris

WITHERS, T. H., 1932. — A Liassic Crab the Origin of the Brachyura. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10e sér., vol. 9, p. 313-323, pl. 9-10.

—, 1951. — Some Jurassic and Cretaceous crabs (Prosoponidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), vol. 6, nº 6, p. 171-186, fig. 1-14, pl. 15-17.

WOLFF, T., 1961. — Description of a remarkable deep-sea hermit-crab with notes on the evolution of the Paguridea. *In* : Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950-52. *Galathea Report*, vol. 4, p. 11-32, fig. 1-11, 1 tabl.

WRIGHT, C. W., et J. S. H. COLLINS, 1972. — British Cretaceous crabs. *In* : Palaeontographical Society Monographs, London, p. 1-114, fig. 1-14, pl. 1-22.

WYNNE-EDWARDS, V. C., 1962. — Animal dispersion in relation to Social Behaviour. Edinburg and London, Oliver and Boyd, VII + 653 p., 50 fig., 11 pl.

YAMAGUCHI, T., 1971. — Courtship Behavior of a Fiddler Crab, Uca lactaea. *Kumamoto J. Sci.*, vol. 10, nº 1, p. 13-37, fig. 1-8, pl. 1-6.

YANG, W. T., 1967*a*. — A study of zoeal, megalopal, and early crab stages of some oxyrhynchous crabs (Crustacea : Decapoda). Unpublished Doctoral dissertation, University of Miami, 459 p.

—, 1967*b*. — The larval and post-larval development of Parthenope serrata reared in the laboratory and the systematic position of the Parthenopinae (Crustacea, Brachyura). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 140, nº 1, p. 166-189, fig. 1-12, tabl. 1.

YASUZUMI, G., 1960. — Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VII. Spermatid differentiation in the crab, Eriocheir japonicus. *J. biophys. biochem. Cytol.*, vol. 7, nº 1, p. 73-78.

ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1968. — Crustáceos decápodos ibéricos. *Investigación pesq.*, vol. 32, XV + 510 p., 164 fig.

Source : MNHN, Paris

LISTE DES ABRÉVIATIONS CONCERNANT LES DESSINS ET LES PHOTOGRAPHIES

a, aile de la selle turcique ; ab, abdomen ; a.m., appendix masculina ; an, anus ; ap, apophyse ; ap 3/4, apophyse 3/4 ; av.a., avancée antérieure du sternite 8 ; av.p., avancée postérieure du sternite 8 ; av. 8, avancée du sternite 8 touchant le condyle articulaire de la coxa de p5 ; a1 — a7, segments abdominaux 1 à 7.

b, basis ; b.a., branche arthrodiale ; b.ab., bord de l'abdomen ; b.a.m., bras antérieur à **mxp1** ; b.cp., bord postérieur de la carapace ; b.c.s., bord de la cavité sterno-abdominale ; b.f.c., barre correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale ; b.i., basis-ischion ; bo, bourrelet : vestige chez la femelle du crochet sternal du dispositif bouton-pression ; b.p., crochet sternal du dispositif bouton-pression (sternite 5) ; b.p. ?, crochet sternal hypothétique ; b'.p'., crochet sternal du dispositif bouton-pression (sternite 6) ; b. p.v., crochet sternal vestigial ; b.s., brosse de soies.

c, condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; ca, carène ; c.a., cavité arthrodiale ; c.a.cx1, c.a.cx2, cavité arthrodiale de la coxa de p1 et de la coxa de p2 ; c.a.mxp1 — c.a.mxp3, cavité arthrodiale de mxp1 à mxp3 ; c.a.p1 — c.a.p3, cavité arthrodiale de la coxa de p1 à p3 ; c.cx1 — c.cx5, condyle articulaire sternal de la coxa de p1 à p5 ; c.i., cavité incubatrice ; cp, carapace ; cr., crête à l'extrémité postérieure de la cavité sterno-abdominale. Sur la figure 30, crête transversale sur le sternite 7 ; cr.r., crête sternale pour la rétention de l'abdomen ; cr.st.4, crête interne correspondant au sillon externe longitudinal médian du sternite 4 (*s.l.*) ; cr.st.6, crête sur le sternite 6 ; cr. 5/6 — cr. 6/7, crête prolongeant les endophragmes 5/6, 6/7 ; cr. 6/7 — cr. 7/8, crêtes internes correspondant aux sillons externes 6/7 et 7/8 (*si 6/7, si 7/8*) de la cavité sterno-abdominale ; c.s., cavité sterno-abdominale ; cx, coxa ; (cx1), emplacement de la coxa de p1 ; cx1 — cx5, coxa de p1 à p5.

d. st., dépression sterno-abdominale (ou sternale).

e.a., à la limite du cinquième et du sixième segment abdominal, **encoche** se coaptant avec l'éperon sternal (*epr*) ; e.c., encoche de coaptation du sternum avec l'abdomen ; e.m., empreintes d'insertions musculaires ; en, encoche sur le rebord du sixième segment abdominal ; end, endopodite ; endopl., epl, endopleurites ; epa, épaulement du sternite 8 qui maintient l'abdomen au niveau du deuxième segment ; epr, éperon pénien ; epr (plastron), éperon du sternite 5 se coaptant avec l'encoche du bord abdominal ; epr (système endophragmal), éperon saillant à partir de l'endosternite 4/5 ; eps4 — eps8, épisternites 4 à 8 ; eps8 ?, épisternite 8 ? ; e.st., écusson sternal ; e.t., encoche du bord antérieur du plastron sternal ; ex, exopodite ; ex. pl., exopodite du pléopode ; 5 (eps ?), épisternite 5 ?.

f, fossette à la base du sixième segment abdominal ; f.a., fossette abdominale ; f.c.s., fond de la cavité sterno-abdominale ou barre correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale ; f.g., fossettes gastriques ; f.p., frange sétifère ; f.tr., fossette creusée sur la tranche de l'abdomen.

g.p., gaine pénienne.

i.m., empreintes d'insertions musculaires ; i. mxp3, ischion du maxillipède externe.

l.ab., lobes du premier segment abdominal ; l.j., lame de jonction ; l.m., ligne médiane.

m, mérus ; m.a., membrane articulaire ; m.c., muraille épisternale ; md, mandibule ; m.t., membranes tympaniques ; mu, muscles ; mxp3, maxillipède externe.

o.i., orifice inspirateur ; o.f., orifice génital femelle ; o.m., orifice génital mâle ; o.sp., orifice de la spermathèque ; o.v., opercule vulvaire.

p, pénis ; p1, chélipède ; p.a., protubérance correspondant à la fossette abdominale ; p.a.pl., pointe antérieure du plastron ; p.a.pt., pointe antérieure dirigée vers l'arrière du plastron sternal ; pb5, pb6, protubérances de rétention de l'abdomen sur les sternites 5 et 6 ; p.c., protubérances du bord de la cavité sterno-abdominale correspondant à des concavités de l'abdomen ; pg, ptérygostome ; pb.m.s., phragmes médians symétriques ; pb.st.4, endophragme corres-

Source : MNHN, Paris

pondant au sillon longitudinal médian du sternite 4 ; pl, pléopode ; pl1, premier pléopode sexuel mâle ; pl2, deuxième pléopode sexuel mâle ; p.m., plaque médiane ; p.m. (?), plaque médiane supposée ; p.m.a., plaque médiane antérieure ; p.m.p., plaque médiane postérieure ; pn, pointe ; po, poches en doigt de gant terminant les endophragmes du côté interne ; p.pl., soies des pléopodes ; p.s.p., partie sclérifiée du pénis ; p.et., pointes sternales servant de dispositif de rétention de l'abdomen ; p1 — p5, péréiopodes 1 à 5 ; p5, emplacement du 5e péréiopode.

r, rainure du plastron eternal où se loge la partie distale du pl1 ; r 4/5, 5/6, et 6/7, repli des endophragmes 4/5, 5/6 et 6/7 ; r.m. 4/5, repli médian 4/5 ; r.m. 4/5 + 5/6, replis médiane fusionnés des endophragmes 4/5 et 5/6 ; r.e., rebord saillant longeant la cavité sterno-abdominale ; r.v., replis vulvaires.

s, soie terminale du pl2. Sur la figure 30, ligne de suture. Sur la figure 54, soies à la limite du premier segment abdominal et de la carapace ; s6, s7, s8, sternites 6, 7 et 8 ; s.8, sillon sur le sternite 8 ou portion de sternite 8 laissée à découvert quand l'abdomen est rabattu ; s 6/7, sillon 6/7 ; sa, saillie sternale de rétention de l'abdomen ; sa (p1), saillie de rétention de l'abdomen sur la coxa de p1 ; sa (p2), saillie de rétention de l'abdomen sur la coxa de p2 ; sa (st), saillie sternale de rétention de l'abdomen ; s.c.8, sillon incomplet sur le sternite 8 ; si 6/7 — ei 7/8, sillon prolongeant dans la cavité sterno-abdominale les sutures 6/7 et 7/8 ; s.i.8, sillon incomplet sur le sternite 8 ; s.l., sillon longitudinal médian sur le sternite 4 ; s.r., saillie de rétention de l'abdomen ; s.e.p., soudure sterno-ptétygoetomienne ; st., sternite thoracique ; st. 4 — et.8, sternites thoraciques 4 à 8 ; s.t., selle turcique ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st.ab.2, deuxième sternite abdominal ; st.4, st.8, sternites thoraciques 4 et 8.

t, telson ; t.c., tubercule coxal ; t.d., tube digestif ; t.m., tubercule médian sternal ; t.p., tubercule pénien ; t.r., tranchées latérales continuant la cavité sterno-abdominale et abritant les pléopodes mâles.

ur, uropode.

v, vulve ; vg, vagin.

z.m., zone membraneuse ; z.r., zone recouverte par les mxp3 ; z.s., frange sétifère.

1-8, sternites thoraciques 1 à 8 ; 8, portion du sternite 8 laissée à découvert ; 2 + 3, eternites thoraciques 2 + 3 ; 4/5 — 7/8, endosternites 4/5 à 7/8 ; 1/2 — 7/8, sutures sternales thoraciques 1/2 à 7/8 ; 2/3 — 7/8 (plastron eternal), sutures thoraciques 2/3 à 7/8 ; 3/4 — 7/8 (plastron sternal), suture thoraciques 3/4 à 7/8 ; 3/4 — 6/7 (syetème endophragmal), endosternites thoraciques 3/4 à 6/7 ; 3/4 — 7/8 (système endophragmal), endosternites thoraciques 3/4 à 7/8.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LÉGENDES COMPLÈTES DES PLANCHES DE PHOTOGRAPHIES
(Pour les abréviations, voir p. 297-298 et l'encart mobile)

PLANCHE 1

Fig. 1-6. — Convergence des carapaces entre un Anomoure Paguroidea de la famille des Lithodidae et deux genres de Brachyoures appartenant à deux familles différentes (Parthenopidae et Majidae) : la carapace est peltiforme chez ces trois Crustacés.

1, 2, *Cryptolithodes sitchensis* Brandt, ♂ 35 × 50 mm, Colombie anglaise, E.-L. Bouvier det. (MP, Pgt) : 1, vue dorsale ; 2, vue ventrale permettant de voir les plaques calcifiées de l'abdomen rabattu contre la paroi sternale.

3, 4, *Cryptopodia fornicata* (Fabricius) (famille des Parthenopidae), ♀ 38 × 60,5 mm, Vietnam, A. Krempf coll., André det. (MP) : 3, vue dorsale ; 4, vue ventrale montrant l'abdomen (femelle) reployé dans la cavité sterno-abdominale.

5, 6, *Eurynolambrus australis* H. Milne Edwards et Lucas (famille des Majidae), 5, animal adulte, à habitus parthénopien : holotype, ♂ 48,5 × 77,2 mm, « Nouvelle-Hollande » (MP) ; 6a, 6b, premier et deuxième stades juvéniles (4 mm et 5,6 mm), à habitus et caractères de Majidae : l'élargissement, notamment au niveau des régions branchiales, se manifeste au deuxième stade. On distingue les soies en crochet servant au camouflage, qui ont disparu chez l'adulte. (Les figures 6a et 6b sont d'après Krefft, 1952, pl. 126, fig. 1, 2).

Fig. 7-8. — Exemple d'un genre attribué de façon erronée aux Croystoidea (*sensu* Balss, 1957) en raison d'une certaine ressemblance de la carapace avec celle des Crabes de ce groupe. En fait, le genre *Pliosoma* Stimpson est un Oxyrbyncha Majidae (*sensu* Balss). 7, vue dorsale ; 8, vue ventrale de *Pliosoma parvifrons* Stimpson, ♂ 13,8 × 14 mm, Basse-Californie, Cap St-Lucas (BM).

PLANCHE 2

Ornementation dans le genre *Actaea* de Haan, *char. emend.*

Fig. 1-4. — *Actaea tuberculosa* (Miers). Changements dans les proportions de la carapace et dans l'ornementation à des tailles différentes. 1, 1a, 1b, Holotype d'*Euxanthus tuberculosus* Miers, ♂ 23 × 33,5 mm, Australia, Thursday Island, redet. *Actaea calculosa* M. Edw. (BM 58-97). 1, Vue dorsale ; 1a, régions méso-, méta-, et uro-gastriques à un fort grossissement ; 1b, pinces ; 2, 2a : paratype d'*Euxanthus tuberculosus*, ♂ 14 × 20 mm, N. Australie, Dr J. R. Elsey, redet. *Actaea calculosa* M. Edw. (BM 58-97) ; 2, vue dorsale ; 2a, régions méso-, méta-, et uro-gastriques à un fort grossissement ; 3, paratype d'*Euxanthus tuberculosus*, spécimen sacculiné, 8,4 × 11,8 mm, Thursday Island, sand, redet. *Actaea calculosa* (BM 82-7) ; 4, ♀ 14 × 20,5 mm, cap York, det. *Actaea carcharias (?)* Wbite, 326-68 (MP-B2196S).

Fig. 5. — *Actaea catalai* Guinot, holotype, ♂ 15 × 18,5 mm, Nouvelle-Calédonie, A. Milne-Edwards det. *A. granulata*, Coll. A. Milne-Edwards 1903 (MP-B3883S). 5, carapace ; 5a, régions méso-, méta-, et uro-gastriques à un fort grossissement ; 5b, pinces ; 5c, pattes ambulatoires.

PLANCHE 3

Fig. 1, 1a. — † *Phrynolambrus corallinus* Bittner, Bartonien, Hongrie. D'après Bittner, 1893, pl. 2, fig. 3 et 3b. 1, Carapace (face dorsale) reconstituée ; 1a, vue très grossie du test sur une partie non endommagée de la face dorsale.

Fig. 2, 2a, 2b. — *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 55 × 71 mm, Japon, Kii Minabe, T. Sakai det. et leg (MP). (Voir les figures 11 et 12). 2, Vue dorsale ; 2a, vue grossie du test dans la région centrale de la carapace ; 2b, gros plan dans la même région que sur la figure 2a.

cd, région cardiaque ; ci, champignon isolé ; r, rigole creusée dans le test ; rg, aires gastriques fusionnées.

Source : MNHN, Paris

Fig. 3, 3a, 3b. — *Daira perlata* (Herbst), ♂ 27 × 40,7 mm, Tahiti, Chaboüis coll., Forest et Guinot det. (MP). (Voir la figure 13). 3, Vue dorsale ; 3a, vue grossie du test dans la région centrale de la carapace.

cd, aire cardiaque ; mag, aire métagastrique ; mog, aire mésogastrique ; ptg, aire protogastrique ; urg, aire urogastrique.

3b, face interne d'un fragment de carapace en gros plan (moitié gauche). (Voir fig. 14 le dessin qui montre à peu près la même portion du test, toujours par sa face interne).

cb, canal interne partageant la région branchiale ; cc, canal de la face interne délimitant la région cardiaque ; cg, canal interne circonscrivant les régions méso, méta et urogastriques ; ch, canal interne délimitant la région hépatique ; mag', aire mésogastrique vue par la face interne de la carapace.

Fig. 4, 4a. — *Daira americana* Stimpson, ♀ 18,4 × 26 mm, golfe de Californie, île de San José, L. Diguet, Guinot det. (MP). 4, Carapace avec sa pilosité ; 4a, vue grossie du test dans la région centrale de la carapace. (Pilosité brossée du côté droit).

cd, aire cardiaque ; mag, aire métagastrique ; mog, aire mésogastrique ; p, pore ; ptg, aire protogastrique ; ueg, aire urogastrique.

PLANCHE 4

Fig. 1-3. — *Demania splendida* Laurie, holotype, ♀ 32,5 mm de long, Ceylan (BM) (Photographies British Museum) : 1, face dorsale ; 2, face ventrale ; 3a, pô droit ; 3b, pince droite.

Fig. 4. — *Demania toxica* Gartb, holotype, ♂ 43,1 × 51,9 mm, Philippines, île Negros, dans la ville de Siaton : vue dorsale, d'après Garth, 1971, pl. 1, fig. 1.

Fig. 5. — *Demania rotundata* (Serène *apud* Guinot), holotype de ? *Xantho rotundatus* Serène, ♂ 33 × 41 mm, Formose, Keelung, n° 603 (MP) : face dorsale.

Fig. 6. — *Demania japonica* Guinot, 1977, nom. nov. pro *Xantho reynaudi cultripes* Sakai (*nec* Alcock, 1939, p. 461, pl. 10, fig. 2 ; ♂ 27,3 × 33 mm, Japon, Tosa Bay : vue dorsale, d'après Sakai, *ibid.*

Fig. 7. — *Demania cultripes* (Alcock), ♂ (mensurations non communiquées), Singapour, donated by the Raffles Museum, det. *Xantho (Lophoxanthus) scaberrimus* var. *cultripes* Alcock (ZSI 4733/9). (Photographies Zoological Survey of India, K. K. Tiwari) : vue dorsale.

Fig. 8. — *Demania cultripes* (Alcock), ♂ 60 × 80 mm, Singapour (*cf.* Balss, 1938*b*, p. 77 ; Buitendijk, 1950, p. 51 : sous le nom de *Lophoxanthus reynaudii* var. *cultripes*] (MS). (Photographie R. Serène) : vue dorsale.

Fig. 9. — *Demania baccalipes* ? (Alcock), ♂ 48 × 63 mm, Malacca Strait, Angsa Island, Buitendijk (1950, p. 77) det. *Lophoxanthus reynaudii* var. *baccalipes* (spécimen déjà mentionné par Balss, 1938*b*, p. 51) (NMS). (Photographie R. Serène) : vue dorsale.

PLANCHE 5

Fig. 1. — *Demania reynaudii* (H. Milne Edwards), holotype de *Xantho Reynaudii*, ♀ 53 × 70 mm, mer des Indes, Reynaud coll. (MP-B3027S) : vue dorsale.

Fig. 2. — *Demania squamosa* Guinot, ♂ 43 × 56,5 mm, Nord Annam, Donghoi, Anré det. *Medaeus* [ou *Xanthodes*] *Reynaudii* (MP) : vue dorsale. Comparer avec *Demania baccalipes* ? (Alcock) figuré pl. 4, fig. 9.

Fig. 3. — *Demania intermedia* Guinot, holotype, ♂ 32 × 47 mm, Nouvelle-Guinée britannique, Blanche Bay, Willey coll. 1895-1897, det. « *Xantho scaberrimus cultripes* » (UMZC) : vue dorsale.

Fig. 4. — *Demania* aff. *intermedia* Guinot, ♀ 25 × 36 mm, Japon central, Kii-Minabe, Sakai det. *Xantho* sp. et leg (MP) : vue dorsale.

Fig. 5-7. — *Demania scaberrima* (Walker) : vue dorsale de trois spécimens. 5, ♂ 46 × 63,5 mm, Nagasaki, J. Jordan coll., Ohrnen det. *Xantho scaberrimus* (UZMC) ; 6, ♂ 46 × 59 mm (dents du côté gauche très émoussées), East coast of the Malay Peninsula, de Man (1929, p. 103) det. *Xantho (Lophoxanthus) scaberrimus* (ZMA). 7, ♂ 32 × 44 mm, Haïphong, coll. Zarenkov.

Fig. 8. — Genre de Panopeinae, *Lophoxanthus* A. Milne Edwards, auquel étaient auparavant rattachées certaines espèces appartenant en réalité au genre *Demania* Laurie : *L. lamellipes* (Stimpson), ♂ 6 × 8,5 mm, Mexico, Espiritu Santo Island, « Velero » Exp., st. 512-36, Garth det : vue dorsale.

PLANCHE 6

Fig. 1. — *Glyptoxanthus meandricus* (Lockington), ♀ 23 × 34 mm, golfe de Californie, Diguet 1900, Guinot det. (MP).

Fig. 2. — *Glyptoxanthus erosus* (Stimpson), ♂ 18 × 22,5 mm, Floride, Agassiz, Smiths. Inst. 7-1899 (MP).

Fig. 3. — *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), ♀ 34,4 × 50 mm, Congo Français, M. Vergnes 1899 (MP).

Source : MNHN, Paris

Fig. 4. — *Glyptoxanthus labyrinthicus* (Stimpson), ♂, côte occidentale du Mexique. D'après A. Milne-Edwards, 1879, pl. 43, fig. 4.

Fig. 5. — *Glyptoxanthus cavernosus* (A. Milne Edwards), ♂ 19 × 27 mm, îles du Cap Vert, La Praya, le « Talisman » 1883 (MP).

Fig. 6. — *Glyptoxanthus vermiculatus* (Lamarck), lectotype de *Xantho vermiculatus*, ♂ 42 × 29 mm (état sec), « ? Floride » (MP-B3016S).

Fig. 7. — *Glyptoxanthus (?) meandrinus* (Klunzinger), holotype d'*Actäa (Psaumis) mäandrina* Klunzinger, ♂ 6 mm de long, mer Rouge. D'après Odhner, 1925, pl. 4, fig. 1.

Fig. 8. — *Glyptoxanthus honcockí* Garth, holotype, ♀ 18,3 × 25,9 mm, Galapagos. D'après Garth, 1939, pl. 4, fig. 1.

PLANCHE 7

Fig. 1. — *Lophozozymus cristatus* A. Milne Edwards, ♂ 23 × 39 mm (comparé au type), Nouvelle-Calédonie, Platier — Uvea, Mission Singer-Polignac, Chevallier coll., Guinot det. (MP).

Fig. 2. — *Lophozozymus superbus* (Dana), ♀ 19 × 30,6 mm, Tuamotu, Mururoa, Y. Plessis coll. 1965, Guinot det. (MP).

Fig. 3, 3a. — *Lophozozymus edwardsi* Odhner, ♂ 19,5 × 33,5 mm (sec), Upolu, det. *Xantho superbus* Dana, M. A. Edwards (52-70) (MP-B3012S) : 3, vue dorsale ; 3a, pinces.

Fig. 4. — *Lophozozymus pictor* (Fabricius), ♀ 53 × 87 mm, Australie, Northern Moreton Bay, trawled « Wanderer II », nov. 1966, W. Stephenson det. et leg. (MP).

Fig. 5, 5a. — *Lophozozymus incisus* (H. Milne Edwards) : 5, ♀ 22 × 37 mm (comparée au type), Salajar, « Sihoga » Exp., st. 213, reef 1899, Buitendijk det. *Pseudozozymus incisus*, Mers de l'Australie (MP-B2896S) : face ventrale, région antérieure.

Fig. 6, 6a. — *Lophozozymus guzeí* Guinot, lectotype, ♂ 48 × 77 mm, La Réunion, côte, Guézé coll. (MP) : 6, vue dorsale ; 6a, face ventrale, région antérieure.

PLANCHE 8

Fig. 1, 1a. — *Lophozozymus dodone* (Herbst), ♂ 11,3 × 16 mm, M. Carié coll. 1913, Bouvier det. *L. dodone* = *L. radiatus* (MP) : 1, vue dorsale ; 1a, pince droite.

Fig. 2, 2a. — *Lophozozymus glaber* Ortmann, ♂ 11 × 16 mm, Tahiti, Ranson coll., Forest et Guinot det. *L. dodone* (MP) : 2, vue dorsale ; 2a, pince droite.

Fig. 3, 3a. — *Lophozozymus evestigatus* Guinot, holotype, ♂ 13 × 20 mm (à l'état sec), île Bourbon, A. M. Edwards det. « *Stenozozymus radiatus* Edw. » (MP-B2905S) : 3, vue dorsale ; 3a, pince droite.

Fig. 4. — *Lophozozymus intonsus* (Randall), ♂ 31,8 × 49,5 mm, Hawaï, Kaïlua, 1-12-1901. D'après Rathbun, 1906, pl. 8, fig. 8.

Fig. 5. — *Lophozozymus pulchellus* A. Milne Edwards, ♂ 11,2 × 18 mm, Dar-es-Salaam, Heath coll., Guinot det.

Fig. 6, 6a. — *Lophozozymus simplex* de Man, holotype, ♂ 6,5 × 11 mm, Amboine : 6, vue dorsale ; 6a, pince gauche. D'après de Man, 1888, pl. 10, fig. 3, 3a.

PLANCHE 9

Sternum thoracique avec les sutures 4/5 à 7/8 complètes et squelette endophragmal thoracique chez des Brachyoures primitifs.

Fig. 1-3. — *Corystes cassivelaunus* (Pennant). 1, Plastron sternal, abdomen enlevé, d'après H. Milne Edwards, 1851, pl. 9, fig. 9 : « thorax du *Coryste denté* vu en dessous, et grossi » ; 2, 3, système endophragmal thoracique chez un mâle (2) et chez une femelle (3), afin de montrer le dimorphisme sexuel : ♂ 33 × 26 mm, ♀ 36 × 27 mm, La Rochelle, d'Orbigny (MP).

Fig. 4-6. — *Atelecyclus rotundatus* (Olivi), ♂ 34 × 35,5 mm, ? Golfe de Gascogne, Forest det. (MP). 4, Plastron sternal, abdomen en place ; 5, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 6, partie antérieure du plastron sternal, légèrement inclinée de façon à voir les cavités arthrodiales des trois pattes-mâchoires.

Fig. 7-8. — *Cancer borealis* Stimpson, ♂ 71 × 112 mm, off Newport, R.I., U.S. Fish Commission 1880, sta. 789, 17 fath. (MP). 7, Plastron sternal et cavité sterno-abdominale, abdomen en pointillé ; 8, système endophragmal thoracique.

Fig. 9. — *Thia residua* (Herbst), ♂ 16,6 mm × 17,8 mm, Méditerranée, Zariquiey coll. (MP) : système endophragmal thoracique (voir le plastron sternal, fig. 20A).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 10

Sternum thoracique avec les sutures 4/5 à 7/8 complètes et système endophragmal thoracique chez les Carpiliinae.

Fig. 1-4. — *Carpilius convexus* (Forskål). **1**, 2 : ♂ 40 × 53 mm, mer Rouge, Dr Jousseaume (MP) ; 3, 4 : ♂ 60 × 81 mm, Tahiti, Ranson coll., Forest et Guinot det. (MP). 1, Plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, système endophragmal thoracique ; 4, sternites thoraciques antérieurs et, sur le chélipède, soudure du basis-ischion avec le mérus : la coxa de pl s'articule directement avec le mérus.

Fig. 5-6. — *Carpilius corallinus* (Herbst), ♂ 79 × 104 mm, Cuba, de Bourg 1914, Bouvier det. (MP). 5, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 6, partie antérieure du plastron sternal, notamment la partie non exposée, normalement recouverte par les mxp3 qui sont ici écartés.

Fig. 7. — † *Ocalina floridana* Rathbun, paratype, Eocène supérieur, Floride : face ventrale, avec la partie conservée du sternum thoracique. D'après Rathbun, 1929, pl. 2, fig. 1.

Fig. 8. — † *Palaeocarpilius stenurus* Reuss, Nummulitique, environs de Vérone : face ventrale, avec sternum thoracique et abdomen. D'après A. Milne Edwards, 1862, pl. 1, fig. 3a.

Fig. 9. — † *Palaeocarpilius macrocheilus* (Desmarest), ♀, Nummulitique, environs de Vérone : face ventrale, avec sternum thoracique et abdomen. D'après A. Milne Edwards, 1862, pl. 6, fig. 2a.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 11

Fig. 1-2. — Dimorphisme sexuel du système endophragmal thoracique dans le genre *Peltarion* Jacquinot, chez *P. spinulosum* (White). (Voir le plastron sternal, fig. 20D). 1, ♂ 45 × 46 mm ; 2, ♀ 44 × 45 mm : Amérique du Sud, Exp. « Calypso », st. 169, 69 m (MP).

Fig. 3. — Système endophragmal thoracique de *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 30 × 29, 6 mm, Cap de Bonne-Espérance (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 20C).

Fig. 4-6. — Écusson sternal chez trois genres de Brachyoures, le plastron étant incliné pour faire apparaître les cavités arthrodiales des pattes-mâchoires et montrer la réduction de l'écusson sternal, lorsque l'on passe de 4 à 6. 4, *Peltarion spinulosum* (White), ♂, même spécimen que dans la figure 1 ; 5, *Cyclozanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 37,5 × 57 mm, Chili, M. d'Orbigny (MP) ; 6, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♂ 16 × 22 mm, Nouvelle-Zélande, détroit de Cook, H. Filhol (MP-B 13).

Fig. 7-9. — Évolution du système endophragmal thoracique dans une même lignée. 7, *Kraussia* sp., ♂ 15 × 16 mm, Nhatrang, A. Krempf coll. (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 22A) ; 8, *Cyclozanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 37,5 × 57 mm, Chili, M. d'Orbigny (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 22C) ; 9, *Xantho incisus incisus* (Leach), ♂ 34 × 55 mm, Roscoff, Forest det. (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 22D).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 12

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Xanthidae (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-2. — *Menippe mercenaria* (Say), ♂ 38,5 × 54 mm, Key West, A. Milne Edwards 1903 (MP). 1, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 2, système endophragmal thoracique.

Fig. 3. — *Pilumnoides perlatus* (Poeppig), ♂ 11 × 19,2 mm, Chili, Valparaiso, Porter det., Bouvier vérif. (MP) : système endophragmal thoracique. (Voir le plastron sternal, fig. 21A).

Fig. 4. — *Epizanthus dentatus* (White), ♂ 32 × 61 mm, Zanzibar, M. Grandidier (MP) : plastron sternal, abdomen enlevé ; à noter les sutures 4/5 et 5/6 confluentes, jointives de part et d'autre du plan sagittal médian, d'où la clôture interne du sternite 5.

Fig. 5-6. — *Eriphia spinifrons* (Herbst), ♂ 38 × 52,5 mm, île d'Oléron, 1957 (MP). 5, plastron sternal, abdomen enlevé ; 6, système endophragmal thoracique.

Fig. 7-8. — *Trapezia rufopunctata* (Herbst) *s.l.*, ♂ 20 × 22,5 mm, Madagascar, Balss det., 354 (MP). 7, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 8, système endophragmal thoracique.

Fig. 9. — *Platyxanthus crenulatus* A. Milne Edwards, syntype, ♂ 41 × 57 mm, Patagonie, M. d'Orbigny (MP) : système endophragmal thoracique, endommagé sur le côté gauche (voir le plastron sternal, fig. 25B).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 13

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Portunidae (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-3. — *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky, ♂ 34 × 41,5 mm, près de Sète, étang de Sijean, Forest coll. et det. (MP). 1, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 2, écusson sternal ; le plastron a été légèrement incliné pour mettre en évidence les cavités arthrodiales des pattes-mâchoires et des premiers péréiopodes thoraciques ; 3, système endophragmal thoracique.

Fig. 4-6. — *Scylla serrata* (Forsskål), ♂ 48 × 69 mm, Amoy, C. F. Wang (MP). 4, plastron sternal, abdomen en place ; 5, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 6, système endophragmal thoracique.

Fig. 7. — *Podophthalmus vigil* (Fabricius), ♂ 37 × 87 mm, Madagascar, 10 m, Crosnier coll. et det. (MP) : plastron sternal, abdomen enlevé.

Fig. 8-9. — *Callinectes sapidus* Rathbun, ♂ 65 × 140 mm, Charleston, Mus. Comp. Zool. Cambridge (MP). 8, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 9, système endophragmal thoracique.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 14

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez certains Oxystomata (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-3. — *Calappa granulata* (Linné), ♂ 60 × 80 mm, ouest du Portugal (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, système endophragmal thoracique.

Fig. 4-6. — *Matuta planipes* Fabricius, ♂ 35 × 50 mm, Cap St-Jacques, A. Krempf coll. (MP). 4, plastron sternal, abdomen en place ; 5, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 6, système endophragmal thoracique.

Fig. 7-9. — *Orithyia sinica* (Linné) (= *O. mamillaris* Fabricius). 7, 8, ♂ 61 × 57 mm, Chine, H. Milne Edwards det. (MP) : 7, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 8, système endophragmal thoracique ; 9, ♀ pubère 64 × 60 mm, sans loc. (MP-B93S) : les vulves sur le sternite 4 ne sont pas recouvertes par l'abdomen (endommagé), duquel dépassent les pléopodes sétifères.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 15

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Leucosiidae (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-3. — *Leucosia unidentata* de Haan, ♂ 29 × 27 mm, environs de Tokyo, Bouvier det. (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, abdomen, face interne, et pléopodes 1 torsadés *in situ*.

Fig. 4. — *Leucosia longifrons* de Haan, ♂ 21 × 20 mm, Nouvelle-Calédonie, Révellière coll. (MP) : système endophragmal thoracique.

Fig. 5-6. — *Lithadia cariosa* (Stimpson) ♂ 9 × 10 mm, Floride, M. Hemphill (MP). 5, plastron sternal, abdomen en place ; 6, plastron sternal et cavité sterno-abdominale.

Fig. 7. — *Ilia nucleus* (Linné), ♂ 27 × 26 mm, Mytilène, Port Vera, Gravier coll. (MP) : plastron sternal et cavité sterno-abdominale.

Fig. 8-10. — *Pariphicultus mariannae* (Herklots), ♀ 34 × 31 mm, Hongkong (MP). 8, plastron sternal, abdomen en place ; 9, plastron sternal, abdomen abaissé : cavité incubatrice moins développée que chez d'autres Leucosiidae (*cf.* pl. 25, fig. 10-13) ; 10, système endophragmal thoracique.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 16

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Majidae (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-3. — *Maja squinado* (Herbst). 1, 2 : ♂ 41 × 35 mm, Roscoff, Bourdon coll. et det. (MP) ; 3, ♀ 43 × 37 mm, même échantillon. 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, système endophragmal thoracique.

Source : MNHN, Paris

Fig. 4. — *Pisa tetraodon* (Pennant), ♂ 33,5 × 43 mm, Noirmoutier, Forest det. (MP) : plastron sternal, abdomen en pointillé.

Fig. 5-6. — *Leurocyclus tuberculosus* (H. Milne Edwards et Lucas) (= *Salacia tuberculosa*), holotype (endommagé et à l'état sec), ♂, peut-être originaire du Chili (MP-B566S). 5, plastron sternal (incomplet) ; 6, vue de profil (gauche) pour montrer les cavités arthrodiales des appendices, séparées par des prolongements sternaux et céphalothoraciques.

Fig. 7. — *Chlorinoides barunai* Serène, holotype, ♂ 26 × 14 mm, Indonésie, st. 73 (MP) : plastron sternal, abdomen enlevé.

Fig. 8-9. — *Euryaolambrus australis* H. Milne Edwards et Lucas, holotype, ♂ 48,5 × 77,2 mm, Nouvelle-Hollande, M. Lavaud (MP). 8, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 9, système endophragmal thoracique.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 17

Sternum thoracique de divers Oxyrhyncha (*sensu* Balss) et carapace de deux espèces fossiles du genre *Daira* de Haan.

Fig. 1-2. — *Daldorfia bouvieri* (A. Milne-Edwards), ♂ 38 × 26 mm, baie de Pointe-Noire, A. Crosnier coll. et det. (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale.

Fig. 3. — *Thyrolambrus cariei* (Bouvier), syntype, ♂ 12 × 24 mm, île Maurice, Carié coll. (MP) : cavité sterno-abdominale.

Fig. 4. — *Lambrus longimanus* (Linné), ♂ 25 × 28 mm, baie de Bassac, A. Krempf coll. (MP) : sternum thoracique, abdomen enlevé.

Fig. 5. — *Chlorinoides longispinus* (de Haan), ♀ 30,5 × 24 mm, Japon, environs de Tokyo, Bouvier det. (MP) : cavité sterno-abdominale. Les terminaisons internes des sutures 4/5 et 5/6 se rejoignent de part et d'autre du plan sagittal médian, en isolant le sternite 5 du côté interne. (Voir le plastron sternal chez le mâle, pl. 16, fig. 7). Chez cette femelle, sans doute impubère, la vulve est peu éloignée du crochet d'accrochage de l'abdomen ; ce dernier, bien développé, est situé sur la suture 4/5, et le dispositif est fonctionnel.

Fig. 6. — Système endophragmal de l'une des deux espèces actuelles du genre *Daira* de Haan, *Daira perlata* (Herbst) : ♂ 21,3 × 30,6 mm, Tahiti (MP).

Fig. 7-8. — Carapace d'espèces fossiles appartenant au genre *Daira* de Haan. 7, † *Daira eocaenica* (Lörenthey), Eocène supérieur, Calcaire à Nummulites et Orthophragmines, Budapest ; 8, † *Daira depressa* A. Milne Edwards, Rupélien, Italie (Vicentin) : moulage.

Fig. 9-11. — *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 55 × 71 mm, Kii Minabe, Sakai det. et leg. (MP). 9, face ventrale, région antérieure ; 10, pinces droite et gauche ; 11, système endophragmal thoracique.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 18

Sternum thoracique, appareil d'accrochage de l'abdomen, cavité incubatrice et système endophragmal thoracique chez les Ocypodinae, les Macrophthalminae et les Plagusiinae (*sensu* Balss, 1957).

Fig. 1-3. — Sternum thoracique et cavité sterno-abdominale dans le genre *Uca* Leach. 1, *Uca tangeri* (Eydoux) ♂ 26 × 29 mm, région de Dakar, Monod det. (MP). On distingue près de la suture 4/5 un granule plus gros que ceux situés postérieurement et qui pourrait être un crochet vestigial ; 2, *Uca maracoani maracoani* (Latreille), ♂ 29 × 47 mm, Guyane française, Guinot det. (MP). Il n'existe aucun appareil d'accrochage sur le plastron sternal (dissymétrique sur ce spécimen) ; la crête au sommet de la cavité sterno-abdominale est obsolète ; 3, *Uca (Minuca) thayeri thayeri* Rathbun, ♂ 20 × 31 mm, Guyane française, F. Geay (MP). La crête au sommet de la cavité sterno-abdominale s'incurve et pénètre symétriquement dans la cavité : deux crêtes de rétention du telson se trouvent constituées.

Fig. 4-6. — *Macrophthalmus latreillei* (Desmarest), ♂ 38 × 51 mm, côte N.O. de Madagascar, A. Crosnier coll. et det. (MP). 4, plastron sternal, abdomen en place ; 5, plastron sternal, abdomen enlevé ; 6a, rapports des sternites thoraciques 7 et 8 avec les premiers segments abdominaux ; 6b, position du pénis par rapport aux sternites thoraciques 7 et 8.

Fig. 7-8. — *Ocypode cursor* (Linné), ♂ 36 × 45 mm, Malica près de Dakar, Monod det. (MP). 7, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 8, système endophragmal thoracique (en lumière transmise).

Fig. 9-11. — *Plagusia glabra* Dana, New South Wales, near Sydney (MP). 9, ♂ 38 × 34 mm : sternum thoracique, avec les crochets placés sur le sternite 5 en avant des épais pléopodes sexuels 1 ; 10, ♀ ovigère 35 × 38 mm : sternum thoracique avec la paire d'énormes vulves tripartites et les crochets du dispositif bouton-pression, déformés et très gros (*bo*) ; 11, même ♀ ovigère : abdomen contenant la ponte.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 19

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique.

FIG. 1-3. — *Goryon tridens* KRØYER, ♂ 48 × 68 mm, Rosas, 300-400 m (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, système endophragmal thoracique.

FIG. 4. — Sternum thoracique de *Dotilla wichmanni* de Man, ♂ 7 × 9 mm, Indonésie, SERÈNE coll. et det. (MP). On distingue sur chaque sternite, de part et d'autre de l'abdomen, les membranes tympaniques.

FIG. 5. — Système endophragmal de *Palicus caroni* (Roux), ♂ 9 × 11 mm, Canaries, le « Talisman », EDW. et BOUVIER det. (MP). On a légèrement incliné la cavité thoracique vers la gauche afin de bien mettre en valeur la plaque médiane. On voit que les lames endosternales sont localisées dans la région latérale. (Voir le plastron sternal, fig. 30G).

FIG. 6. — Système endophragmal thoracique (en lumière transmise) de *Mictyris longicarpus* Latreille, ♂ 26 × 22 mm, New South Wales, Port Jackson (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 29).

FIG. 7-9. — Sternum thoracique de *Pinnixa transversalis* (H. MILNE EDWARDS), ♂ 12 × 26 mm, Chili, PORTER 1911 (MP). 7, plastron sternal, abdomen en place ; 8, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 9, gros plan de la partie antérieure du plastron sternal.

FIG. 10. — Système endophragmal thoracique (en lumière transmise) de *Dorippe lanata* (Linné), ♂ 20 × 25 mm, côtes du Togo, 50 m, CROSNIER coll. et det. (MP). (Voir le plastron sternal, fig. 28).

FIG. 11-12. — *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, ♂ 53 × 77 mm, Basse-Californie, île Socorro (MP). 11, plastron sternal, abdomen en pointillé ; 12, système endophragmal thoracique (en lumière transmise).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 20

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Grapsidae et Hymenosomatidae (*sensu* BALSS, 1957).

FIG. 1-3. — *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst), ♂ 65 × 72 mm, Ste-Luce, CROSNIER coll. et det. (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale ; 3, système endophragmal thoracique.

FIG. 4-6. — *Varuna litterata* (Fabricius), ♂ 29 × 31 mm, Madagascar, île Ste-Marie, CROSNIER coll. et det. (MP). 4a, rapports des sternites thoraciques 7 et 8 avec les premiers segments abdominaux ; 4b, position de l'orifice génital mâle par rapport aux sternites thoraciques 7 et 8 ; 5, plastron sternal, abdomen enlevé ; 6, système endophragmal thoracique.

FIG. 7. — *Sesarma huzardi* (Desmarest), ♂ 30 × 35 mm, Pointe-Noire, CROSNIER coll. et det. (MP) : système endophragmal thoracique (en lumière transmise).

FIG. 8-10. — *Elamena pilosa* A. Milne Edwards, ♂ 20 × 22,6 mm, Nouvelle-Calédonie, BALANSA coll., A. MILNE EDWARDS det. (MP). 8, plastron sternal, abdomen en place ; 9, vue d'ensemble du système endophragmal ; 10, *idem*, moitié droite un peu inclinée de façon à voir la lame de jonction et les endopleurites.

FIG. 11. — *Halicarcinus planatus* (Fabricius), ♂ de 14 mm de large environ, Kerguelen, RICHER de FORGES coll. et det. (MP) : système endophragmal (en lumière transmise) : la partie médiane est indivise, les endosternites étant uniquement latéraux. (Voir le plastron sternal, fig. 30A).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 21

Sternum thoracique, appareil de rétention de l'abdomen et système endophragmal chez les Dromiacea (Dromiidae et Dynomenidae).

FIG. 1-3. — *Dromia dehaani* Rathbun, ♂ 42 × 45 mm, golfe de Suez, Mission Ph. DOLLFUS, MONOD det. *Dromia dormia*, FOREST redet. (MP). 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal, abdomen enlevé. On distingue les deux paires de saillies coxales (sur cx1 et cx2) et la paire de saillies épisternales servant à la rétention de l'abdomen ; 3, face interne de l'abdomen montrant les régions se coaptant avec les saillies de rétention.

FIG. 4-5. — *Sternodromia spinirostris* (Miers), ♀ 34 × 37,2 mm, Guinée, Exp. « Calypso » 1956 (MP). 4, plastron sternal, avec les sillons sternaux et l'ouverture des spermathèques. Les coxae ont été enlevées à gauche ; 5, système endophragmal thoracique.

Source : MNHN, Paris

Fig. 6. — *Dromidia antillensis* Stimpson, ♂ 18 × 18 mm, Guyane française, Durand coll., Guinot det. ; abdomen couvrant le sternum thoracique et retenu par la paire de saillies sur la coxa des p2.

Fig. 7. — *Hemisphaerodromia abellana* Barnard, type, ♂ 9,7 × 10,2 mm, Madagascar, Fourmanoir coll. (MP). La saillie coxale de p2 s'intercale dans un rétrécissement de l'abdomen entre l'uropode et le cinquième segment abdominal.

Fig. 8-9. — Appareil de rétention de l'abdomen mâle chez *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards), à deux tailles différentes. 8, ♂ juv. 7,5 × 9 mm, Nouvelle-Calédonie, Balansa coll. La saillie épisternale, aiguë et pointant du côté interne, touche l'uropode ; 9, ♂ adulte de 12 mm de large environ, même échantillon. La saillie épisternale est plus éloignée de l'uropode.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 22

Sternum thoracique et appareil de rétention de l'abdomen chez divers Homoloidea (fig. 1-5) et chez un genre de Raninoidea (fig. 6-7).

Fig. 1-2. — *Paromola cuvieri* (Risso), ♂ 113 mm de long (état sec), Sénégal, environ 300 m, Monod det. (MP). 1, plastron sternal recouvert en entier par l'abdomen. On voit la paire de saillies denticulées sur la coxa des p1 qui maintient l'abdomen au niveau du sixième segment et la paire de saillies terminées par une spinule du côté interne, sur la coxa de mxp3 ; 2, plastron sternal, abdomen enlevé et pléopodes *in situ*. En plus des saillies coxales, noter la paire de saillies sternales au niveau des chélipèdes (double appareil d'accrochage).

Fig. 3. — *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards), ♂ 10 × 7,5 mm, au large du Maroc, le « Travailleur » 1882, A. Milne Edwards et Bouvier det. (MP). On voit nettement les deux pointes coxales de p1, moins distinctement les spinules coxales sur les mxp3.

Fig. 4-5. — *Latreillia valida* de Haan, ♂ de 16 mm de long environ, Japon, Franck (MP). 4, plastron sternal recouvert en longueur mais non en largeur par l'abdomen. Le telson s'implante entre les mxp3 ; 5, plastron sternal, abdomen enlevé. On distingue la paire de saillies sternales.

Fig. 6-7. — *Lyreidus tridentatus* de Haan, ♀ ovigère 38 × 23 mm, New South Wales, deep water (MP). Le genre *Lyreidus* est le seul Raninidae à abdomen reployé contre la paroi sternale et doté d'un appareil d'accrochage. 6, sternites thoraciques antérieurs. Au-dessous de l'insertion des p2, la paire de pointes sternales ; 7, abdomen avec, de part et d'autre, les pléopodes portant la ponte. Le sixième segment abdominal se prolonge dans ses angles latéro-postérieurs par deux protubérances correspondant aux pointes sternales.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 23

Dispositif d'accrochage de l'abdomen chez divers Brachyoures.

Fig. 1. — *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), ♂ 71 × 75 mm, Escaut, M. Andné det. (MP) : plastron sternal avec les pléopodes sexuels *in situ*. A cette taille, le crochet (seulement présent à droite sur la photographie) est vestigial. L'appareil d'accrochage n'est fonctionnel que jusqu'à une taille : 20 mm de large chez le mâle, 12 mm chez la femelle.

Fig. 2-3. — *Percnon affine* (H. Milne Edwards), ♂ 26 × 35 mm, Madagascar, Fourmanoir coll., Crosnier det. (MP). 2, plastron sternal, abdomen enlevé. L'élément sternal du dispositif d'accrochage consiste en une protubérance à la base du sternite 5, surmontée d'une lunule jaunâtre ; 3, abdomen, face interne : l'emplacement de la fossette est marqué par une zone blanchâtre, creusée d'une dépression (non visible sur la photographie).

Fig. 4. — *Potamon (Potamon) edule* Latreille, néotype, ♂ 43 × 50 mm, Lombardie, Pretzmann sel. 1964 (MP) ; plastron sternal, abdomen enlevé.

Fig. 5. — *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 39,5 × 34 mm (état sec), Cap de Bonne-Espérance, M. Lalande (MP-B3924S) : plastron sternal et abdomen. Les crochets sternaux, situés sur la suture 5/6 sont éloignés des angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Les pléopodes sexuels 1 paraissent divergents et ne pas être contenus dans la cavité sterno-abdominale (à vérifier sur du matériel frais).

Fig. 6. — *Elamena pilosa* A. Milne Edwards, ♂ 20 × 22,6 mm, Nouvelle-Calédonie, A. Milne Edwards det. (MP) : face interne de l'abdomen avec les pléopodes 1 *in situ* (voir le plastron du même spécimen, pl. 20, fig. 8). Les fossettes sont profondément creusées dans les angles latéro-antérieurs du *dernier* segment (? segment 6 + telson fusionnés).

Fig. 7-8. — *Tritodynamea horvathi* Nobili, Japon, Nagasaki, Sakai det. et leg. : plastron sternal, élargi, chez un mâle (8 × 12 mm) et chez une femelle (8 × 12,5 mm, sans doute impubère). Chez le mâle, deux paires de saillies d'accrochage pointent, respectivement sur les sternites 5 et 6 ; chez la femelle, seules persistent les saillies du sternite 5, et le sternite 6 porte les vulves.

Source : MNHN, Paris

Fig. 9. — *Atelecyclus rotundatus* (Olivi), ♂ 34 × 35,5, golfe de Gascogne, Forest det. (MP) : gros plan sur le plastron entre p1 et p4. Exemple d'un cas anormal du dispositif bouton-pression, non fonctionnel par suite de la non-coïncidence des éléments sternaux et sous-abdominaux. (Voir pl. 9, fig. 4 et 5, le plastron sternal d'un spécimen de même taille où le dispositif est fonctionnel).

Fig. 10. — *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, ♂ 53 × 77 mm, Basse-Californie, Türkay verif. (MP) : face interne de l'abdomen, pléopodes sexuels 1 *in situ*. (Voir le plastron sternal du même spécimen, pl. 19, fig. 11, où l'on distingue deux saillies sur le sternite 5). Aucune fossette correspondante n'apparaît à la face interne du sixième segment abdominal.

Fig. 11. — *Chloriniodes barunai* Serène, holotype, ♂ 26 × 14 mm, Indonésie, st. 73 : face interne de l'abdomen, avec un pléopode sexuel 1 *in situ*. (Voir le plastron sternal du même spécimen, pl. 16, fig. 7). Les fossettes creusées sur les côtés du sixième segment sont très profondes.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 24

Sternum thoracique, appareil d'accrochage et cavité incubatrice chez la femelle.

Fig. 1-2. — *Callinectes sapidus* Rathbun, ♀ 50 × 107 mm, Charleston (MP), 1, plastron sternal avec l'abdomen accroché par le dispositif bouton-pression, encore fonctionnel à cette taille de l'animal ; 2, cavité sterno-abdominale, où l'on distingue la vulve sur le sternite 6, le crochet du système d'accrochage sur le sternite 5.

Fig. 3. — *Calappa granulata* (Linné), ♀ 54 × 70 mm, Ouest Portugal (MP) : plastron sternal, abdomen enlevé. La vulve est située à la limite de la suture 5/6 ; le crochet du système bouton-pression est vestigial, de même que la fossette correspondante du sixième segment abdominal : le dispositif n'est plus fonctionnel à cette taille.

Fig. 4-5. — *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), ♀ ovigère 23,4 × 34 mm, Annobon, Exp. « Calypso » 1956, st. 50, Forest et Guinot det. (MP). 4, plastron sternal avec une ébauche de cavité incubatrice, bien délimitée, qui ne contient cependant pas toute la ponte ; 5, ponte légèrement abaissée pour montrer les crochets vestigiaux, mais toutefois fort nets, du dispositif bouton-pression devenu non fonctionnel.

Fig. 6. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♀ 10,6 × 18 mm, golfe Persique (MP) : plastron sternal et cavité sterno-abdominale. A cette taille, les crochets, bien visibles au-dessus des vulves, sont encore présents et fonctionnels.

Fig. 7-8. — *Pinnixa transversalis* (H. Milne Edwards), ♀ ovigère 11 × 21,5 mm, Chili, Valparaiso (MP). 7, abdomen très développé couvrant en grande partie le plastron sternal ; 8, cavité incubatrice avec les vulves appartenant au somite 6, bien que paraissant antérieures à ce dernier.

Fig. 9. — *Palicus caroni* (Roux), ♀ ovigere 10,5 × 12 mm, Canaries, Edw. et Bouvier det. (MP) : cavité incubatrice, abdomen abaissé avec sa ponte. Les vulves apparaissent situées très antérieurement.

Fig. 10. — *Elamena pilosa* A. Milne Edwards, ♀ ovigère 15 × 17 mm, Nouvelle-Calédonie, Balansa coll., A. Milne Edwards det. : cavité incubatrice, dont le fond est transparent. Les sutures du sternum thoracique sont confinées sur les bords ; les vulves débouchent très antérieurement, bien qu'appartenant au somite 6.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 25

Fig. 1-6. — Divers genres de Brachyoures chez lesquels les vulves de la femelle ne sont pas recouvertes par l'abdomen, à l'inverse des genres représentés sur les figures 7 à 13.
1, 2, *Erimacrus isenbecki* (Brandt) ♀ pubère 37,5 × 37 mm, Bering Sea, « Albatross », sta 3275 (MP) : 1, plastron sternal, abdomen en place ; 2, plastron sternal et cavité sterno-abdominale. On observe sur la figure 1 que les vulves, placées latéralement sur le sternite 6, sont laissées à découvert. A noter le crochet vestigial du système bouton-pression de l'abdomen ; 3, *Telmessus cheiragonus* (Tilesius), ♀ 35 × 46 mm, Japon, Franck 175-95 (MP) : plastron sternal, abdomen en place. Au niveau du sternite 6, où se situe la vulve entourée de replis, le bord du sixième segment abdominal s'échancre fortement ; la vulve est laissée à découvert.
4, 5, *Corystes cassivelaunus* (Pennant). 4, ♀ 31 × 24 mm, ? Manche (MP) : plastron sternal, avec les vulves laissées à découvert par l'abdomen, qui est court ; 5, ♀ 29 × 22 mm, Noirmoutier (MP-B21138) : gros plan de la vulve avec son opercule. (Voir le plastron sternal chez le mâle, pl. 9, fig. 1). 6, *Pseudocorystes sicarius* (Poeppig), ♀ 50 × 44 mm, Chili, Valparaiso, Porter coll. et det., Bouvier verif. (MP) : sternum thoracique. Les vulves du sternite 6 ne sont pas recouvertes par l'abdomen, qui est court. (Voir le plastron sternal chez le mâle, fig. 20B).

Fig. 7. — *Dacryopilumnus eremita* Nobili, syntype, ♀ 6 × 4 mm, Mangareva, G. Seurat coll. 1904 : plastron sternal, abdomen enlevé. Les vulves situées sur le sternite 6, près de la suture 5/6, sont énormes.

Source : MNHN, Paris

Fig. 8-9. — *Dorippe lanata* (Linné), ♀ 18 × 24 mm, côtes du Togo, A. Chosnier coll. et det. 8, plastron sternal, abdomen fixé à la paroi sternale ; 9, plastron sternal et cavité sterno-abdominale. La vulve du sternite 6 est placée tout près du crochet d'appareil d'accrochage de l'abdomen, le crochet étant placé postéricurement dans une sinuosité de la suture 5/6. (Voir le plastron sternal mâle, fig. 28).

Fig. 10-13. — Leucosiidae femelles avec vaste cavité incubatrice. 10, 11, *Lencosia longifrons* de Haan, ♀ pubère 24,5 × 21 mm, Nouvelle-Calédonie, Réveillère coll. (MP). 10, plastron sternal, abdomen en place. Le sixième segment abdominal est extrêmement développé et discoïde ; 11, cavité sterno-abdominale profondément creusée ; 12, 13, *Nucia tuberculosa* A. Milne Edwards, ♀ ovigère 9 × 10 mm, Nouvelle-Calédonie, Aquarium de Nouméa, R. Catala leg. (MP). 12, plastron sternal recouvert presque en entier par l'abdomen ; 13, abdomen abaissé pour montrer la ponte, protégée dans la cavité incubatrice.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 26

Fig. 1-6. — Disposition particulière des pléopodes sexuels mâles chez certains genres de Brachyoures. 1-3, *Xeuophthalmodes moebii* Richters, holotype, ♂ 7,5 × 10,5 mm, île Maurice, Black River : 1, carapace ; 2, pl1 ♂ dépassant de la cavité sterno-abdominale et logés dans une raimure du sternum thoracique ; 3, pinces ; 4-5, *Paracleistostoma cristatum* de Man, ♂ 10 × 15 mm, Japon, environs de Tokyo, Harmand coll. 1901, Bouvier det. (MP) : 4, face ventrale, abdomen replové, avec les pl1 visibles, non protégés, de part et d'autre du cinquième segment ; 5, face ventrale, abdomen enlevé, pl1 complètement coudés à peu près à mi-hauteur de la cavité sterno-abdominale ; 6, *Scopimera proxima* Kemp, ♂ 4 × 5,7 mm, Inde Portugaise (MP) : face ventrale, abdomen en place, avec les pl1 visibles de part et d'autre du cinquième segment abdominal, très rétréci à la base ; tube digestif en partie visible également.

Fig. 7-11. — Emplacement des fossettes gastriques sur la face dorsale de certains Brachyoures et phragmes correspondants à la face interne de la carapace. 7-8, *Mictyris longicarpus* Latreille, ♂ 26 × 22 mm, New South Wales, Port Jackson, Rose Bay, 1900 (MP) : 7, face dorsale antérieure avec les deux fossettes gastriques symétriques très écartées ; 8, face interne antérieure correspondante, avec les deux phragmes longs et rigides invaginés à l'emplacement des fossettes gastriques ; 9-10, *Paromola cuvieri* (Risso), ♀ ovigère 87 × 68 mm, Banc de la Chapelle, ORSTOM 1921 (MP) : 9, face dorsale antérieure avec les deux fossettes gastriques symétriques assez rapprochées ; 10, face interne de la carapace, vue tangentielle montrant les deux phragmes invaginés à l'emplacement des fossettes gastriques ; 11, *Matuta planipes* Fabricius, ♂ 35 × 50 mm, Cap Saint-Jacques, A. Krempf coll. (MP) ; vue de la face interne de la carapace montrant les deux phragmes symétriques épais, invaginés à l'emplacement des fossettes gastriques.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PLANCHE 27

Système endophragmal chez les quatre genres de Bellioidea (*sensu* Guinot, 1976).

Fig. 1. — *Corystoides abbreviatus* ? A. Milne Edwards, syntype, ♂ environ 17,5 mm de long, Montevideo, « Hassler » (MP-B3).

Fig. 2. — *Beltia picta* H. Milne Edwards, holotype, ♂ 50,5 × 45,5 mm, Pérou, M. Weddell (MP-B11, spécimen régénéré).

Fig. 3. — *Acanthocyclus gayi* Lucas, ♂ 19,8 × 20 mm, Chili, C. E. Porter det. *A. albatrossis* (MP-B14).

Fig. 4. — *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♂ 16 × 22 mm, Nouvelle-Zélande, H. Filhol (MP-B13).

Source : MNHN, Paris

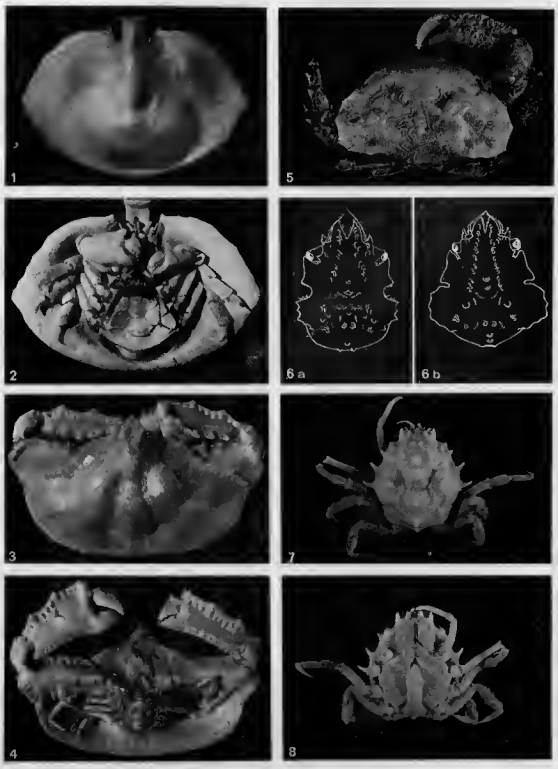
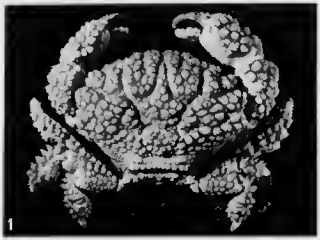
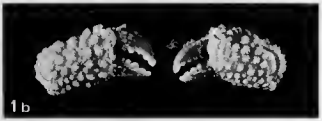


PLANCHE 1 (*pour l'explication, voir p.* 301)

FIG. 1-6. — Convergence des carapaces entre un Anomoure Paguroidea de la famille des Lithodidae et deux genres de Brachyoures appartenant à deux familles différentes (Parthenopidae et Majidae). 1, 2, *Cryptolithodes sitchensis*; 3, 4, *Cryptopodia fornicata*; 5, 6, *Eurynolambrus australis*; 5, adulte; 6a, 6b, premier et deuxième stades juvéniles. FIG. 7-8. — Exemple d'un genre attribué de façon erronée aux Corystoidea (*sensu* BALSS, 1957) en raison d'une certaine ressemblance de la carapace avec celle des Crabes de ce groupe. En fait, *Ptiosoma parvifrons* est un Majidae.

Source : MNHN, Paris





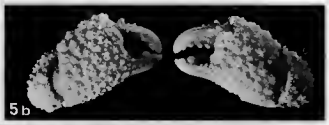


PLANCHE 2 (*pour l'explication, voir p.* 301)

Ornementation dans le genre *Actaea* de Haan, *char. emend.* Fig. 1-4. — *Actaea tuberculosa* (Miers), spécimens de quatre tailles différentes. Fig. 5. — *Actaea catalai* Guinot.

Source : MNHN, Paris

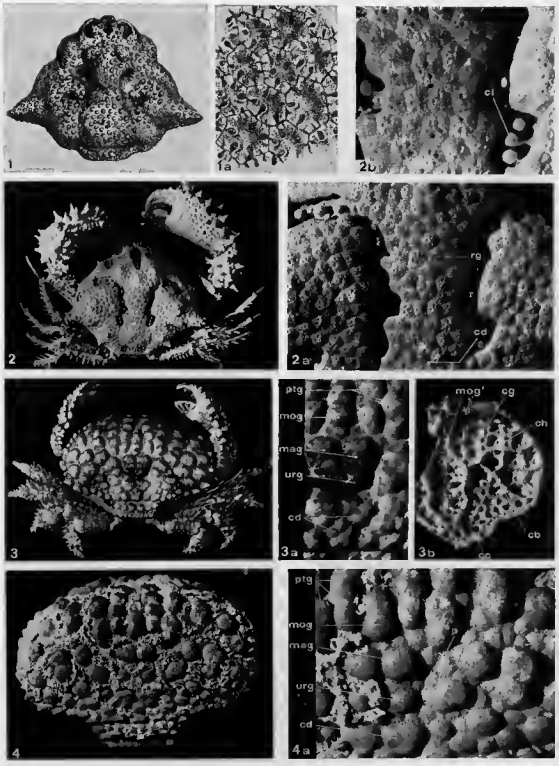


PLANCHE 3 (*pour l'explication, voir p.* 301, 302)

Fig. 1, 1a. — † *Phrynolambrus corallinus*. 1, face dorsale reconstituée ; 1a, vue très grossie du test. Fig. 2, 2a, 2b. — *Dairoides kusei*. 2, vue dorsale ; 2a, 2b, vues grossies du test. Fig. 3, 3a, 3b. — *Daira perlata*. 3, vue dorsale ; 3a, vue grossie du test ; 3b, face interne du test. Fig. 4, 4a. — *Daira americana*. 4, carapace avec sa pilosité ; 4a, vue grossie du test, pilosité en partie brossée.

Source : MNHN, Paris

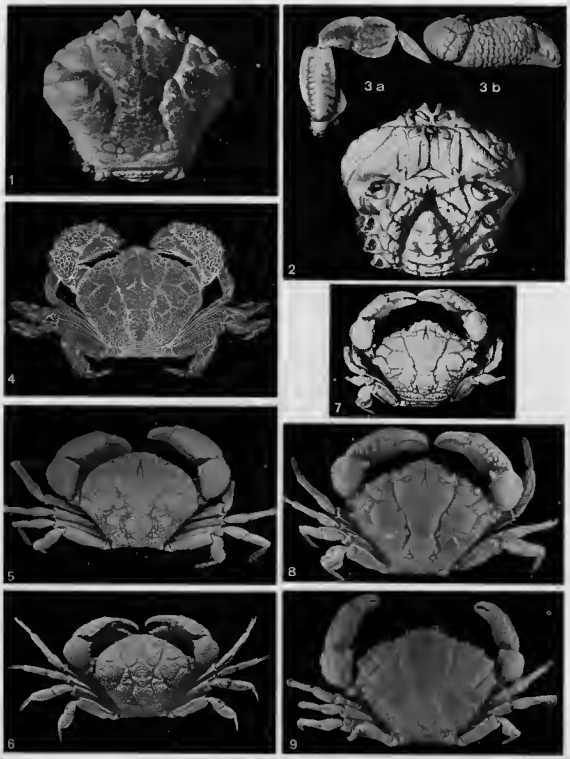


PLANCHE 4 (*pour l'explication, voir p.* 302)

FIG. 1-3. — *Demania splendida* (Laurie), holotype. Fig. 4. — *D. toxica* Garth, holotype. Fig. 5. — *D. rotundata* (Serène *apud* GUINOT), holotype. Fig. 6. — *D. japonica* Guinot, nom. nov. pro *Xantho reynaudi cultripes* Sakai (*nec* Alcock), 1939. Fig. 7-8. — *D. cultripes* (Alcock). Fig. 9. — *D. baccalipes* ? (Alcock).

Source : MNHN, Paris

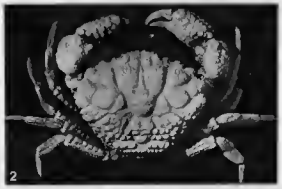


PLANCHE 5 *(pour l'explication, voir p.* 302)

Fig. 1. — *Demania reynaudi*, holotype. Fig. 2. — *D. squamosa*. Fig. 3. — *D. intermedia*, holotype. Fig. 4. — *Demania* aff. *intermedia*. Fig. 5-7. — *D. scaberrima*, 3 spécimens différents. Fig. 8. — Genre de Panopeinae, *Lophoxanthus*, auquel étaient auparavant rattachées certaines espèces appartenant en réalité au genre *Demania* : *L. lamellipes*.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

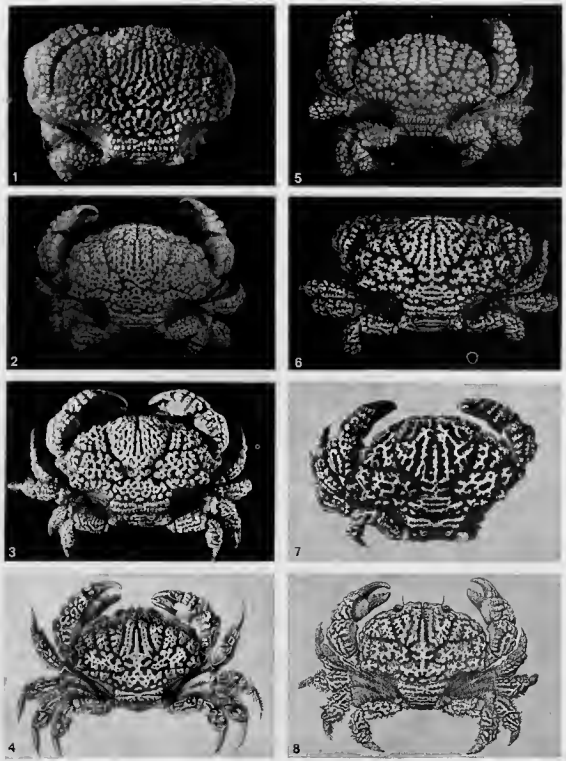


PLANCHE 6 (*pour l'explication, voir p.* 302, 303)

Fig. 1. — *Glyptoxanthus meandricus*. Fig. 2. — *G. erosus*. Fig. 3. — *G. angolensis*. Fig. 4. — *G. labyrinthicus*. Fig. 5. — *G. cavernosus*. Fig. 6. — *G. vermiculatus*, lectotype. Fig. 7. *Glyptoxanthus ? meandrinus*, holotype. Fig. 8. — *G. hancocki*, holotype.

Source : MNHN, Paris

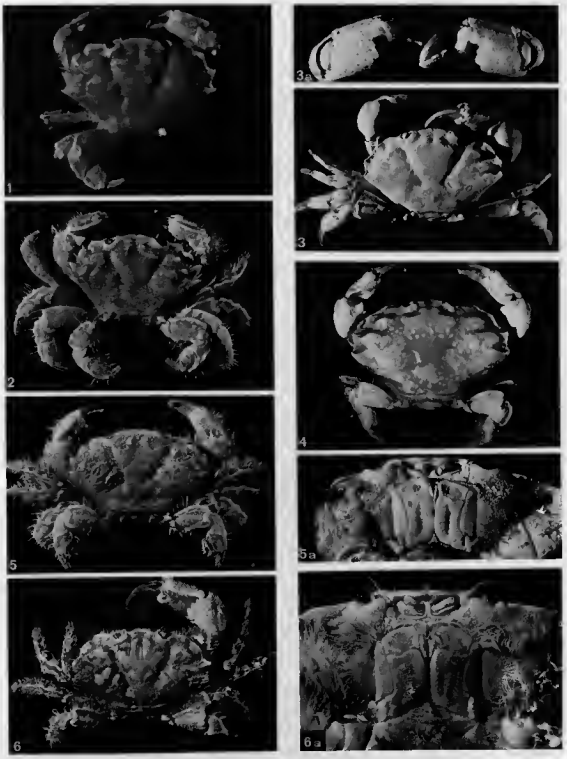


PLANCHE 7 (*pour l'explication, voir p.* 303)

FIG. 1. — *Lophozozymus cristatus* A. Milne Edwards. Fig. 2. — *L. superbus* (Dana). Fig. 3, 3a. — *L. edwardsi* Odhner. Fig. 4. — *L. pictor* (Fabricius). Fig. 5, 5a. — *L. incisus* (H. M. Edwards). Fig. 6, 6a. — *L. guezei* Guinot, lectotype.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 8 (*pour l'explication, voir p.* 303)

FIG. **1**, 1a. — *Lophozozymus dodone* (Herbst). Fig. 2, 2a. — *L. glaber* Ortmann. Fig. 3, 3a. — *L. evestigatus* Guinot, holotype Fig. 4. — *L. intonsus* Randall. Fig. 5. — *L. pulchellus* A. M. Edwards. Fig. 6, 6a. — *L. simplex* de Man, holotype.

Source : MNHN, Paris

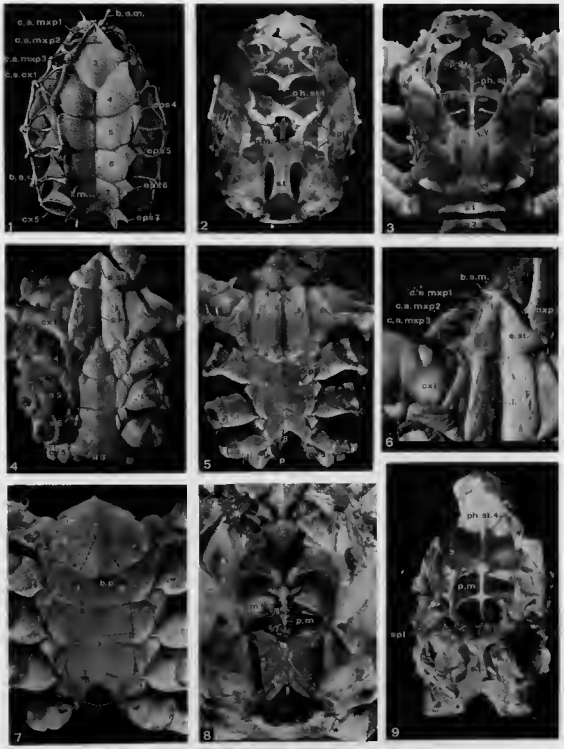


PLANCHE 9 *(pour l'explication, voir p.* 303)

Sternum thoracique avec les sutures 4/5 à 7/8 complètes et squelette endophragmal thoracique chez des Brachyoures primitifs. Fig. 1-3. — *Corystes cassivelaunus*. 1, plastron sternal ; 2 et 3, système endophragmal thoracique chez un mâle (2) et chez une femelle (3). Fig. 4-6. — *Atelecyclus rotundatus* : plastron sternal. Fig. 7-8. — *Cancer borealis*. 7, plastron sternal ; 8, système endophragmal thoracique. Fig. 9. — *Thia residua* : système endophragmal thoracique.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

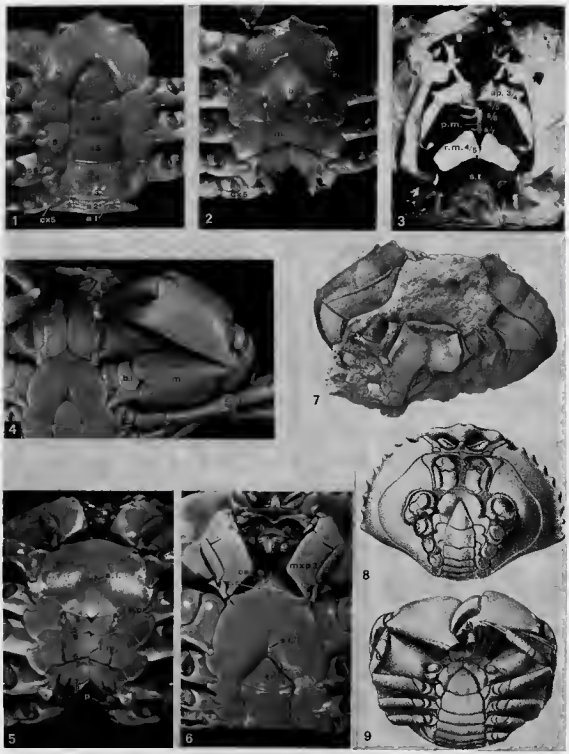


PLANCHE 10 (*pour l'explication, voir p.* 304)

Sternum thoracique avec sutures 4/5 à 7/8 complètes et système endophragmal thoracique chez les Carpiliinae. Fig. 1-4. — *Carpilius convexus* : 1, 2, 4, plastron sternal ; 3, système endophragmal thoracique. Fig. 5-6. — *C. corallinus*, plastron sternal. Fig. 7. — † *Ocalina floridana*, paratype, face ventrale. Fig. 8. — † *Palaeocarpilius stenurus*, face ventrale. Fig. 9. — † *P. macrocheilus*, ♀, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11 (*pour l'explication, voir p.* 304)

Fig. 1-2 — Dimorphisme sexuel du système endophragmal thoracique chez *Peltarion spinulosum*. **1**, ♂ ; 2, ♀. Fig. 3. — Système endophragmal thoracique de *Nautilocorystes ocellatus*, ♂. Fig. 4-6. — Écusson sternal. 4, *Peltarion spinulosum* ; 5, *Cycloxanthops sexdecimdentatus*, ♂ ; 6, *Heterozius rotundifrons*, ♂. Fig. 7-9. — Évolution du système endophragmal thoracique dans une même lignée. 7, *Kraussia* sp. ♂ ; 8, *Cycloxanthops sexdecimdentatus*, ♂ ; 9, *Xantho incisus incisus*, ♂.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

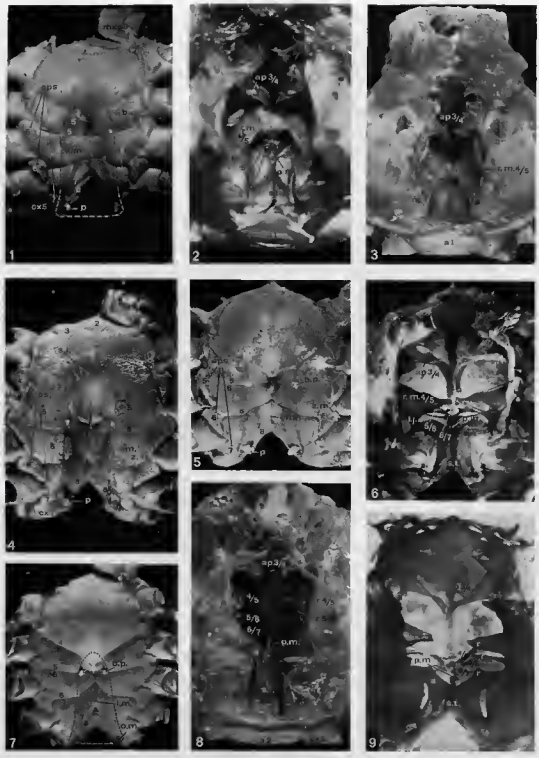


PLANCHE 12 (*pour l'explication, voir p.* 304)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Xanthidae (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-2. *Menippe mercenaria*. 1, plastron sternal ; 2, système endophragmal thoracique. Fig. 3. — *Pilumnoides perlatus*, système endophragmal thoracique. Fig. 4. — *Epixanthus dentatus*, plastron sternal. Fig. 5-6. — *Eriphia spinifrons*, 5, plastron sternal ; 6, système endophragmal thoracique. Fig. 7-8. — *Trapezia rufopunctata*. 7, plastron sternal ; 8, système endophragmal thoracique. Fig. 9. — *Platyxanthus crenulatus*, syntype, système endophragmal thoracique.

Source : MNHN, Paris

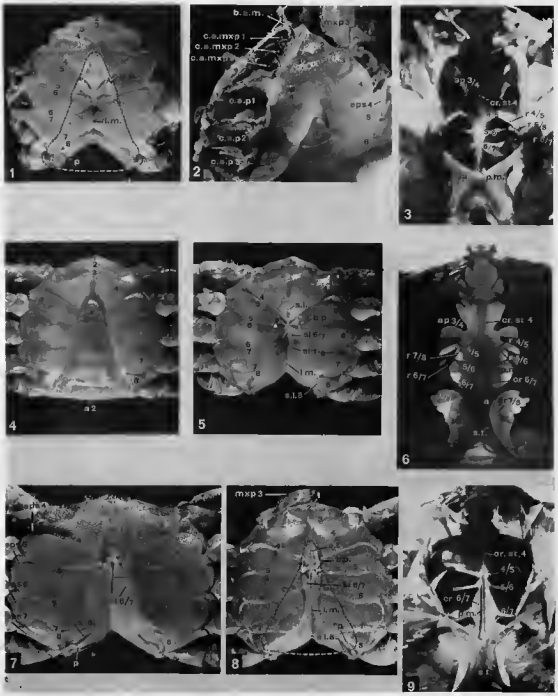


PLANCHE 13 (*pour l'explication, voir p.* 305)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Portunidae (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-3. — *Carcinus mediterraneus*, 1, 2, plastron sternal; 3, système endophragmal thoracique. Fig. 4-6. — *Scylla serrata*, 4, 5, plastron sternal; 6, système endophragmal thoracique. Fig. 7. — *Podophthalmus vigil*, plastron sternal. Fig. 8-9. — *Callinectes sapidus*, 8, plastron sternal; 9, système endophragmal thoracique.

BIBLIOTHEQUE DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

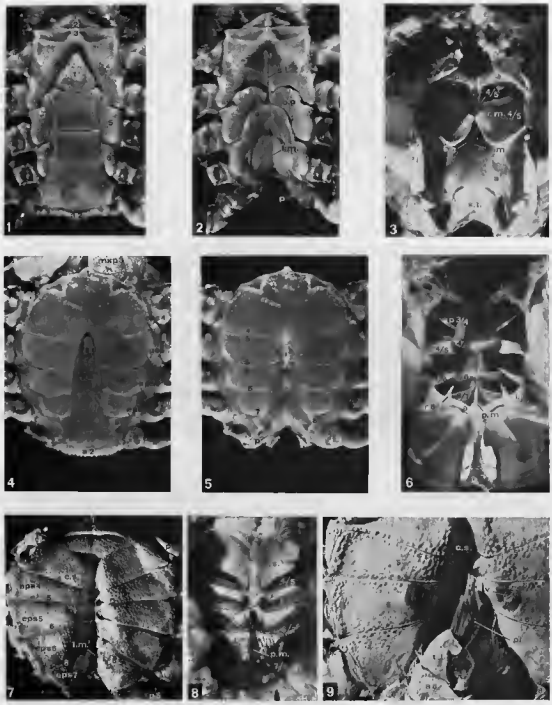


PLANCHE 14 (*pour l'explication, voir p.* 305)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez certains Oxystomata (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-3. — *Calappa granulata*. 1, 2, plastron sternal ; 3 système endophragmal thoracique. Fig. 4-6. — *Matuta planipes*. 4, 5, plastron sternal ; 6, système endophragmal thoracique. Fig. 7-9. — *Orithyia sinica*. 7, 8, ♂ : 7, plastron sternal ; 8, système endophragmal thoracique ; 9, ♀ pubère.

Source : MNHN, Paris

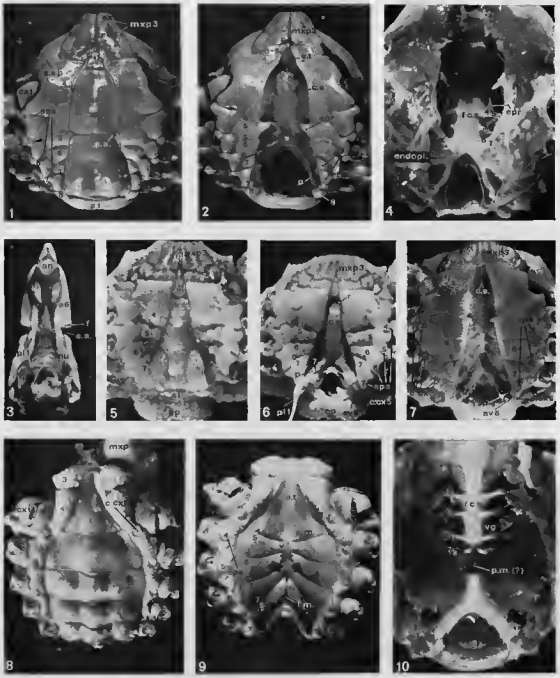


PLANCHE 15 (*pour l'explication, voir p.* 305)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Leucosiidae (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-3. — *Leucosia unidentata*, ♂. 1, 2, plastron sternal ; 3, abdomen, face interne. Fig. 4. — *Leucosia longifrons*, système endophragmal thoracique. Fig. 5-6. — *Lithadia cariosa*. 5, 6, plastron sternal. Fig. 7. — *Hia nucleus*, plastron sternal. Fig. 8-10. — *Pariphiculus mariannae*, ♀. 8, 9, plastron sternal ; 10, système endophragmal thoracique.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

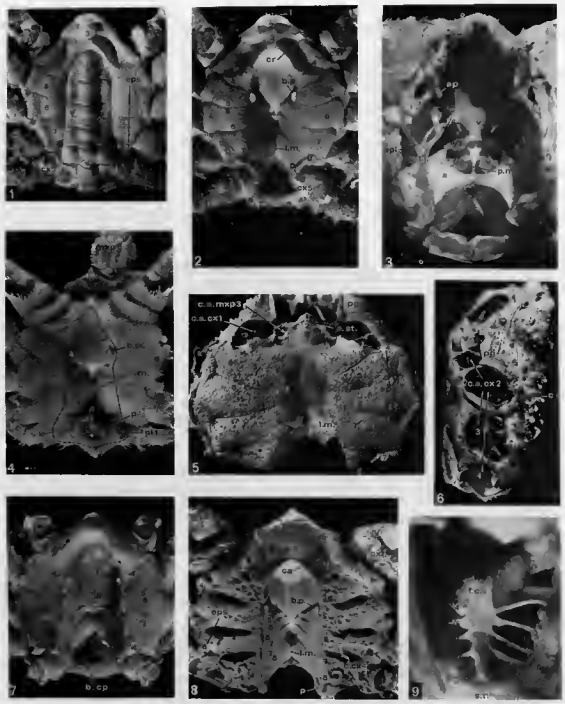


PLANCHE 16 (*pour l'explication, voir p.* 305, 306)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Majidae (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-3. — *Maja squinado*. 1, 2, plastron sternal ; 3, système endophragmal thoracique. Fig. 4. — *Pisa tetraodon*, plastron sternal. Fig. 5-6. — *Leurocyclus tuberculosus*, holotype, ♂. 5, 6, plastron sternal. Fig. 7. — *Chlorinoides barunai*, plastron sternal. Fig. 8-9. — *Eurynolambrus australis*, holotype. 8, plastron sternal ; 9, système endophragmal thoracique.

Source : MNHN, Paris

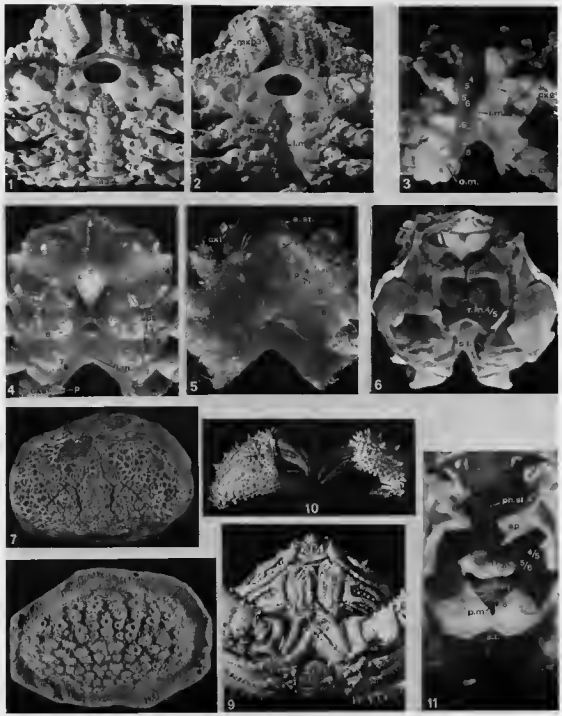


PLANCHE 17 (*pour l'explication, voir p.* 306)

Sternum thoracique chez divers Oxyrhyncha (*sensu* Balss, 1957) et carapace de deux espèces fossiles du genre *Daira* Fig. 1-2. — *Daldorfia bouvieri*. Fig. 3. — *Thyrolambrus cariet*. Fig. 4. — *Lambrus longimanus*. Fig. 5. — *Chlorinoides longispinus*. Fig. 6. — *Daira perlata*, système endophragmal thoracique. Fig. 7-8. — Carapace de *Daira* fossiles. 7, † *Daira eocaenica*; 8, † *Daira depressa*. Fig. 9-11. — *Dairoides kusei*. 9, face ventrale; **10**, pinces; **11**, système endophragmal thoracique.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

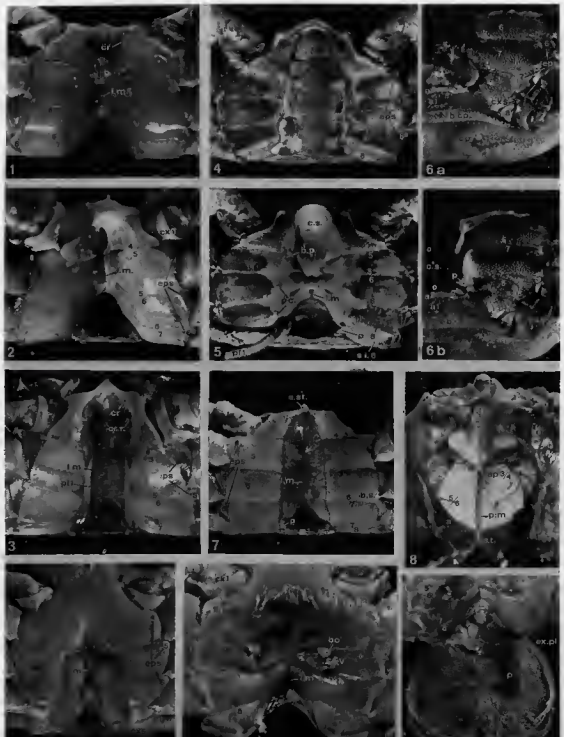


PLANCHE 18 (*pour l'explication, voir p.* 306)

Sternum thoracique, appareil d'accrochage de l'abdomen, cavité incubatrice et système endophragmal thoracique chez les Ocypodinae, les Macrophthalminae et les Plagusiinae (*sensu* Balss, 1957). Fig. 1-3. — Sternum thoracique dans le genre *Uca*. 1, *Uca tangeri* ; 2, *Uca maracoani maracoani* ; 3, *Uca (Minuca) thayeri thayeri*. Fig. 4-6. — *Macrophthalmus latreillei*. 4, 5, plastron ; 6a, rapports sternum — abdomen ; 6b, position du pénis. Fig. 7-8. — *Ocypode cursor*. 7, plastron ; 8, système endophragmal thoracique. Fig. 9-11. — *Plagusia glabra*. 9, ♂, plastron ; 10-11, ♀ ovigère avec les vulves (10) et ponte (11).

Source : MNHN, Paris

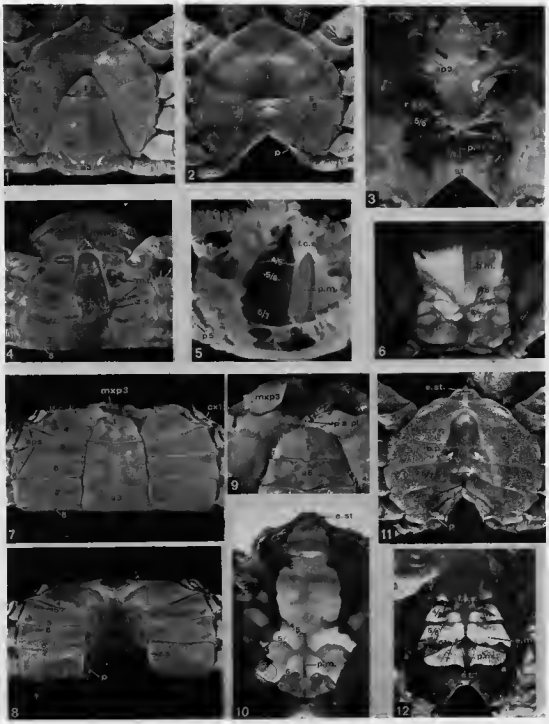


PLANCHE 19 (*pour l'explication, voir p.* 307)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique. Fig. 1-3. — *Geryon tridens*. 1, 2, plastron sternal; 3, système endophragmal. Fig. 4. — *Dotilla whitchmanni*, sternum thoracique. Fig. 5. — *Palicus caroni*, système endophragmal thoracique. Fig. 6. — *Micippa longicarpus*, système endophragmal. Fig. 7-9. — *Pinnixa transversalis*, plastron sternal. Fig. 10. — *Dorippe lanata*, système endophragmal. Fig. 11-12. — *Gecarcinus (Johngarthia) planatus*. 11, plastron sternal; 12, système endophragmal thoracique.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

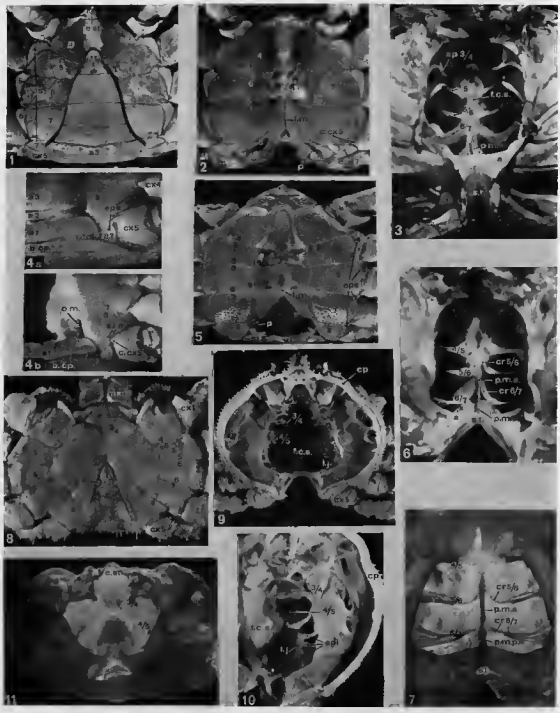


PLANCHE 20 (*pour l'explication, voir p.* 307)

Sternum thoracique et système endophragmal thoracique chez divers Grapsidae et Hymenosomatidae (*sensu* Balss, 1957). — Fig. 1-3. — *Grapsus tenuicrustatus*. 1, 2, plastron ; 3, système endophragmal. Fig. 4-6. — *Varuna litterata*. 4a, rapports sternum-abdomen ; 4b, position de l'orifice génital mâle ; 5, plastron sternal ; 6, système endophragmal. Fig. 7. — *Sesarma huzardi*, système endophragmal. Fig. 8-10. — *Elamena pilosa*. 8, plastron ; 9, 10, système endophragmal. Fig. 11. — *Haliacerinus planatus*, système endophragmal thoracique.

Source : MNHN, Paris

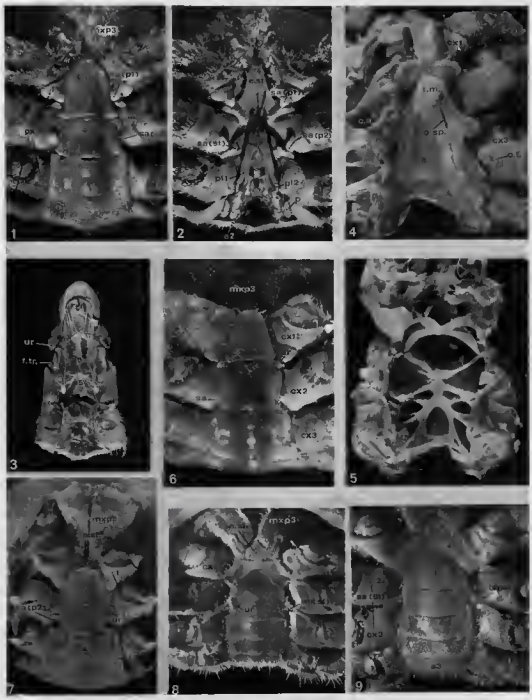


PLANCHE 21 (*pour l'explication, voir p.* 307, 308)

Sternum thoracique, appareil de rétention de l'abdomen et système endophragmal chez les Dromiacea (Dromiidae et Dynomenidae). Fig. 1-3. — *Dromia dehaani*; 3, face interne de l'abdomen. Fig. 4-5. — *Sternodromia spinirostris*. 4, plastron sternal; 5, système endophragmal. Fig. 6. — *Dromidia antillensis*. Fig. 7. — *Hemisphaerodromia abellana*. Fig. 8-9. — *Dynomene hispida*, appareil de rétention chez un jeune (8) et chez un adulte (9).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

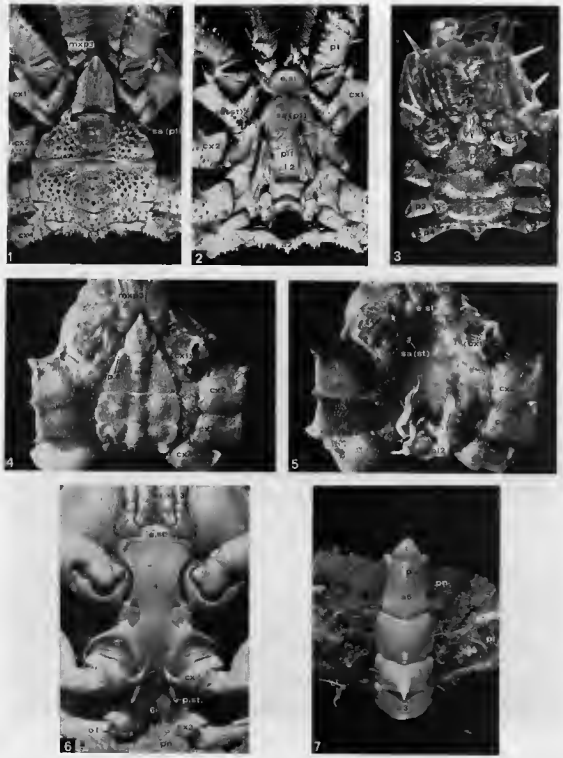


PLANCHE 22 (*pour l'explication, voir p.* 308)

Sternum thoracique et appareil de rétention de l'abdomen chez divers Homoloidea (fig. 1-5) et chez un genre de Raninoidea (fig. 6-7). Fig. 1-2. — *Paromola cuvieri*, plastron. Fig. 3. — *Homologenus rostratus*, Fig. 4-5. — *Latreillia valida*. Fig. 6-7. — *Lyreidus tridentalus*, ♀ ovigère. 6, sternites thoraciques antérieurs et avancées de rétention ; 7, abdomen avec ses protubérances sur a6.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 23 (*pour l'explication, voir p.* 308, 309)

Dispositif d'accrochage de l'abdomen chez divers Brachyoures. Fig. 1. — *Eriocheir sinensis*, plastron sans l'abdomen. Fig. 2-3. — *Percnon affine*. 2, plastron sans l'abdomen ; 3, abdomen face interne. Fig. 4. — *Potamon edule*, néotype, plastron, abdomen enlevé. Fig. 5. — *Nautilocorystes ocellatus*, plastron. Fig. 6. — *Elamena pilosa*, face interne de l'abdomen. Fig. 7-8. — *Tritodynamea horvathi*, ♂ (7), ♀ (8). Fig. 9. — *Atelecyclus rotundatus*, spécimen anormal. Fig. 10. — *Gecarcinus (Johngarthia) planatus*, face interne de l'abdomen. Fig. 11. — *Chlorinoides barunai*, holotype, face interne de l'abdomen.

Source : MNHN, Paris

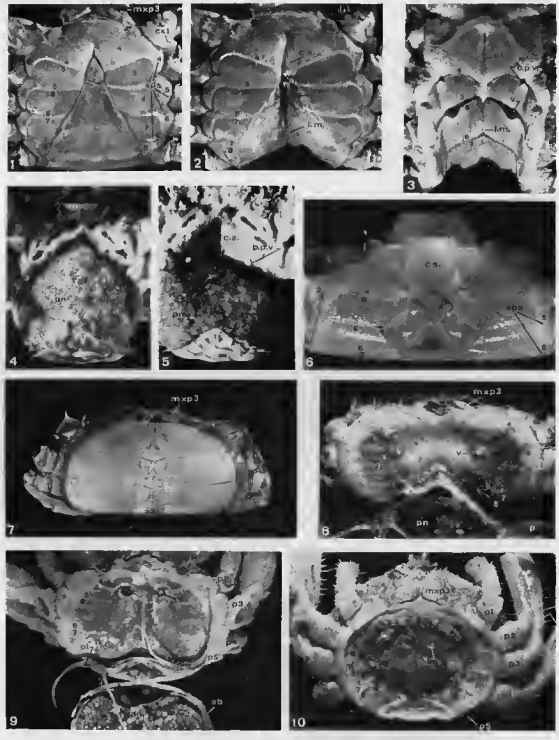


PLANCHE 24 (*pour l'explication, voir p.* 309)

Sternum thoracique, appareil d'accrochage et cavité incubatrice chez la femelle. Fig. 1-2. — *Callinectes sapidus*. Fig. 3. — *Calappa granulata*. Fig. 4-5. — *Glyptoxanthus angolensis*, ♀ ovigère. 4, cavité incubatrice ; 5, crochets vestigiaux visibles par abaissement de la ponte. Fig. 6. — *Hexapus sexpes, s.l.* Fig. 7-8. — *Pinnixa transversalis*. Fig. 9. — *Palicus caroni*, cavité incubatrice et ponte abaissée. Fig. 10. — *Elamena pilosa*, cavité incubatrice.

Source : MNHN, Paris

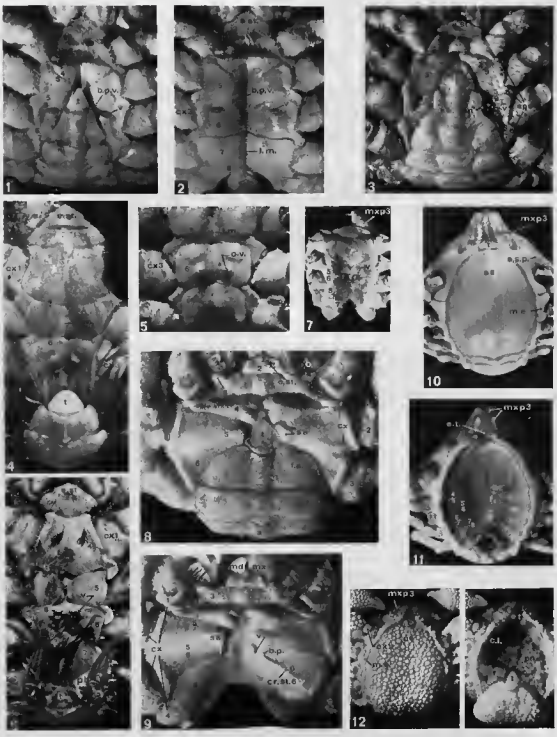
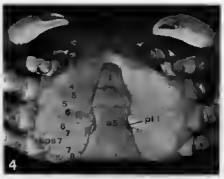


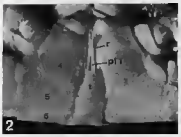
PLANCHE 25 (*pour l'explication, voir p.* 309, 310)

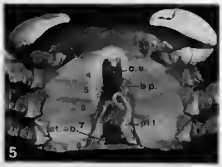
Fig. 1-6. — Divers genres de Brachyoures chez lesquels les vulves de la femelle ne sont pas recouvertes par l'abdomen, à l'inverse des genres représentés sur les figures 7 à 13. 1-2, *Erimacrus isenbeckii*, ♀ pubère. 3, *Telmessus cheiragonus*, ♀ adulte ; 4-5, *Corystes cassivelaunus*, ♀ adulte, vulves laissées à découvert. 6, *Pseudocorystes sicarius*, ♀ adulte, vulves laissées à découvert. 7, *Dacryopilumnus eremita*, syntype, ♀ adulte. 8-9, *Dorippe lanata*. *Fig.* 10-13. — Leucosiidae femelles avec une vaste cavité incubatrice. 10, 11, *Leucosia longifrons*, ♀ pubère. 12, 13, *Nucia tuberculosa*, ♀ ovigère.

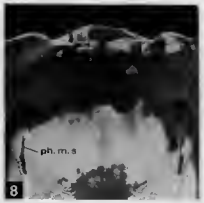
BIBL. DU MUSEUM PARIS

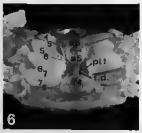
Source : MNHN, Paris

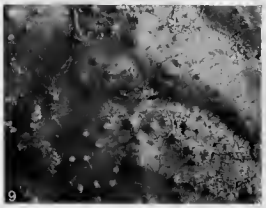












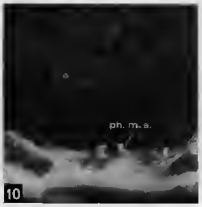


PLANCHE 26 (*pour l'explication, voir p.* 310)

Disposition particulière des pléopodes sexuels mâles chez certains genres de Brachyoures. Fig. 1-3, *Xenophthalmodes moebii*, holotype. 4-5, *Paracleistostoma cristatum*. 6, *Scopimera proxima* . Fig. 7-11. — Emplacement des fossettes gastriques sur la face dorsale de certains Brachyoures et phragmes correspondants à la face interne de la carapace. 7, 8, *Mictyris longicarpus*. 7, face dorsale ; 8, face interne. 9, 10, *Paromola cuvieri*. 9, face dorsale ; 10, face interne. 11, *Matuta planipes*, face interne.

Source : MNHN, Paris

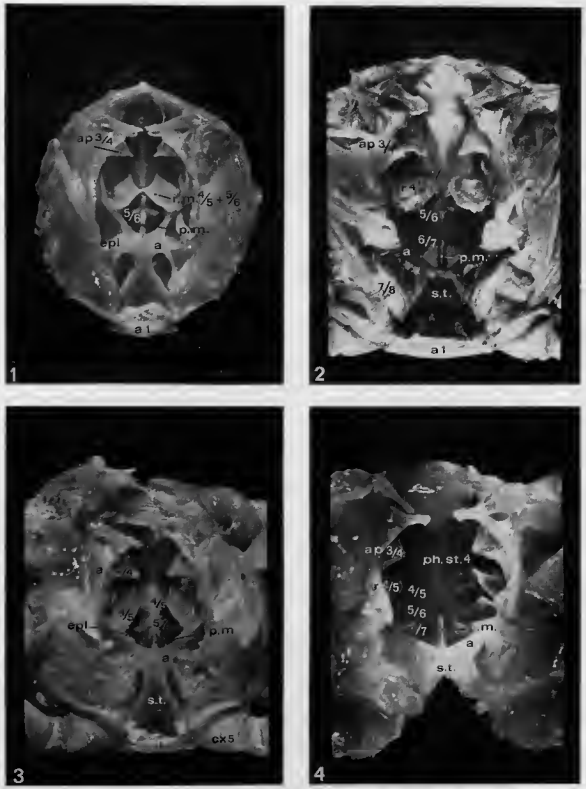


PLANCHE 27 (*pour l'explication, voir p.* 310)

Système endophragmal chez les quatre genres de Belliodes (*sensu* Guinot, 1976). Fig. 1. — *Corystoides abbreviatus* ?, syntype, ♂. Fig. 2. — *Beltia picta*, holotype, ♂. Fig. 3. — *Rhinolithocyclus gayi*, ♂. Fig. 4. — *Heterozius rotundifrons*, ♂.

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX

Les chiffres en caractères gras se rapportent à une étude approfondie du taxon.
Les chiffres en italique correspondent à un dessin du taxon.

A

abbreviatum, Percnon **144**
abbreviatus, Corystoides 178, *179*
abellana, Hemisphaerodromia **124, 230**
Acanthocarpus 36
Acanthocyclidae 241
Acanthocylinae 99, 118
Acanthocyclus.. 22, 36, **98**, 99, **134**, 154, **197**, 259
Acanthocyclus albatrossis 178, *179*
Acanthonyx **104**
Achaeus **104**
Actäa mäandrina 68
Actaea *49*-**50**, 56, 65, **91**, **141**, **200**
Actaea angolensis 66
Actaea calculosa 50
Actaea catalai *49*
Actaea cavipes 68
Actaea (Glyptoxanthus) 65
Actaea hieroglyphica 68
Actaea palmeri **27**
Actaea savignyi *49*, 50
Actaea semblatae *49*, 50
Actaea tomentosa 37
Actaea vermiculata 68
actaeiformis, Maxillothrix 230
Actaeinae **91**, **141**, 155, **241**, 259
Actaeodes **141**, 200
Actaeodes tomentosus 37
actaeoides, Platypodia 48
actaeoides, Zosimus 48
Actaeomorpha **98**, 155, **197**
Actumnus.. 50, **87**, 88, 99, **141**, 162, *203*, 204, *242*, *243*, **258**
Actumnus margarodes 50
Actumnus miliaris 50
Actumnus setifer.. *84*, **87**, *203*, **239**, *242*, **243**
Actumnus setifer var *243*
Actumnus tessellatus 50, **87**
acutidens, Telmessus **178**, **180**
acutispina, Homola **232**
aeneus, Zosimus 37, *38*, 39
Aethra 23, **98**, 155, **197**
Aethra scruposa 162
Aethra scutata 164
affine, Percnon **144**, **151**
africanus, Globopilumnus 200, *201*
albatrossis, Acanthocyclus 178, *179*
Albunea *20*
alcalai, Demania 57
alcocki, Homola **232**
alcocki, Paromola 255
alcocki faughni, Paromola **232**
americana, Daira 55
Amorphopus **114**, **215**
andamanicus, Conchoecetes **230**
anfractus, Lambdopballus *116*, **117**, **167**
angolensis, Actaea **66**
angolensis, Glyptoxanthus.. **66**, *67*, **68**, 159, *185*
angulifrons, Lambrus **105**
annulipes, Uca **154**
Anomala, Brachyura 13
anomalipes, Hexapus (Thaumastoplax) **117**
Anomoure.. 15, **18**, **19**, *20*, 21, 36, 40, 42, 69, 72, 77, 118, 123, 252
Anomoures Ptérygures 222
Anomura 42, 172
antillensis, Dromidia.. **124**, **125**, 130, **191**, *193*, **330**
Aptérures 123, 222
Araignées 31
araneus, Hyas 251
Aratus **143**, **144**, **152**, 156
Aratus pisoni **144**, 160, 187
areolata, Cryptodromia **229**
argentatus, Portunus **249**, **250**
armata, Banareia *25*, *94*
armatum, Cardisoma *212*, *213*, **214**
arcuatus, Macropipus *23*
armatus, Pelaeus *93*, **183**, *184*
armatus, Pseudocorystes 238

Source : MNHN, Paris

asper, Cymopolus.. **131**, *192*, 193, **194**, **236**, 237
Astacidae 120
Astacoure.. 41, 173, 191, 224, 227, 252, 257
Astacus..... 41
Astacus astacus..... *225*, *226*, **227**
astacus, Astacus..... *225*, *226*, **227**
Asterolambrus 50
Atelecyclidae.. 84, 86, 99, 118, 154, **198**, **241**, 247, 259, 263
Atelecyclinae.. 33, 81, 86, 99, 154, 177, **198**, *240*, **241**
Atelecyclus.. 70, 81, **83**, 86, **136**, 154, 159, 176, **198**, *199*, 216, **257-258**
Atelecyclus rotundatus..... 157, *198*
Atergatis 79
atlantica, Ranilia..... **128**, *234*, **235**
Arthropodes..... 40, 72, **121**, 223, 249
australis, Banareia..... *25*, *94*, *164*, **168**
australis, Eurynolambrus.. **32-33**, **197**, **239**, **241**

B

baccalipes, Demania..... **59**, 61
? baccalipes, Demania..... 59
baccalipes, Lopboxanthus reynaudii var.... 59
Banareia... 24, *25*, **26**, **27**, **28**, 44, 47, *94*, **141**, **186**
Banareia armata..... *25*, *94*
Banareia australis..... *25*, *94*, *164*, **166**
Banareia odhneri..... *94*
Banareia nobilii..... *25*
Banareia palmeri..... *25*, **27**, **28**, *94*, **166**
Banareia serenei..... *94*, **186**
Banareia subglobosa..... *25*
Banareia (cf.) villosa..... *25*
barbata, Homola..... **174**, **232**
barbiger, Paraxanthus..... *85*
barunai, Chlorinoides.... **89**, 104, **138**, 164, **197**
bathamae, Cymonomus..... **237**
Bathynellacea 121
Bellia.. 22, 34, 35, 43, 98, **100**, 118, 123, **134**, 154, 157, 163, **177-178**, **180**, **197**, 259
Bellia picta..... **134**, 157, 159, **178**, *179*, **180**
Belliidae.. 22, 34, 35, 99, 118, 154, 177, 180
Bellioidea.. 35, **98**, 99, **100**. 118, 134, **197**, 259
benedicti, Raninoides..... **233**
Birgus..... **21**, 38
Birgus latro..... **21**
bispinosa, Galene..... *204*
boasi, Paromolopsis..... 232
borealis, Cancer..... 72
bouvieri, Daldorfia..... **96**
bouvieri, Euryozius..... **89**
bouvieri, Raninoides..... **128**, **194**, **233**
Brachygastres..... **231**, **222**
Brachygastres anormaux..... 123, 222
Brachygnatha.. 31, 86, 99, 118, 190, **241**, **243**
Brachynotus..... **142**, 155, **208**
Brachyoure.. 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 28, 30, 31, 33, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 48, 69, 70, 71, 72, 73, 75, 77, 80, 89, 96, 104, 109, 110, 111, 113, 115, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 125, 127, 129, 130, 131, 134, 136, 149, 153, 154, 156, 159, 160, 163, 164, 167, 170, 171, 172, **173**, 174, 176, 177, 180, 181, 183, 185, 186, 187, 190, 191, 193, 195, 197, 198, 200, 216, 220, 221, 222, 223, 224, 227, 231, 233, 235, 236, 237, 239, 243, 248, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 260, 261, 262, 263, 264, 267, 268
Brachyoures anormaux..... 123
brachyphallus, Xenophthalmodes..... **170**
Brachyrhyncha.. 31, 32, 86, 99, 100, 118, 172, **183**, 190, 197-215, **241**, **243**, 247
Brachyura..... 31, 42, 223
Brachyures..... 222
Brachyures microcéphalés..... 23
Brachyures Notopodes..... 123, 222
Brachyuri 31
braueri, Homologenus..... **232**
Bresidium..... **168**
Bresidium sedilense..... **168**
brevifrons, Lyreidus..... **235**

C

Calappa.. 19, 23, 31, 70, **96**, **139**, 159, 176, **185**, **195**, **222**
Calappa granulata..... **98**, **139**, *198*, 222, **259**
Calappa hepatica..... **222**
Calappa rubroguttata..... **222**
Calappes..... 23, 34, 36
Calappidae.. 22, 34, 44, **98**, 99, 154, 155, 162, *198*, 223, **241**, **243**, 259
Calappinae.. **96**, 99, 118, **139**, 155, **195**, *198*, 216, 259
calappoides, Lambrus..... **105**
calculosa, Actaea..... 50
californiensis, Malacoplax..... *204*
californiensis, Speocarcinus..... 204
Callinectes.. 23, 73, 100, **101**, 118, 121, **137**, 164, **183**, **198**, 218, 256, **260**, 265
Callinectes sapidus.. 73, **101**, **137**, 158, *200*, 251, 266
† Caloxanthus..... 79
Calvactaea..... 24, *25*, **26**, **27**, **28**, *141*
Calvactaea tumida..... *25*, *164*, **168**
Camptandriinae.. **151**, 155, **166**, 209, *210*, *211*, **212**

Source : MNHN, Paris

Cancer.. 14, 31, 40, 41, 70, 72, 81, **83**, 86, 87, **137**, 154, 176, 187, **198**, 222, 253, 254, 256, **258**, 266
Cancer borealis..... 72
Cancer pagurus..... 251, 252, 253, **258**
Cancridae.. 32, 81, 86, 87, 99, **137**, 154, 187, **198**, 223, **241**, 247, 259
Carcininae..... **100**, 118, **200**
Carcinoplax..... **241**
Carcinus.. 14, 19, *20*, 70, **100-101**, 113, 121, **137**, 175, 186, 187, **198**, 218, 259
Carcinus maenas.. 43, 44, 121, 158, 160, 161, 162, **175**
Carcinus mediterraneus..... 73, 200, *201*, 266
Cardisoma.. **136**, **145**, **152**, 155, *212*, *213*, 218
Cardosima armatum..... *212*, *213*, **214**
Cardisoma carnifex..... **152**, *212*, *213*, **214**
Cardisoma guanhumi..... **152**
Cardisoma hirtipes..... **152**, *212*, *213*, **214**
Cardisoma rotundum..... **152**
Caridea..... 15, 41
cariei, Thyrolambrus..... **98**
cariosa, Lithadia..... **166**, **195**, *196*
carnifex, Cardisoma..... **152**, *212*, *213*, **214**
caroni, Palicus..... 43, *112*, **113**, **215**
Carpiliidae..... 79, 81
Carpiliinae.. 36, **78-80**, 155, *200*, 223, **241**
Carpilius.. 17, 36, 43, **78-80**, 81, 83, **86**, 88, **141**, 155, 162, **185**, **202**, 216, 223, **258**
Carpilius convexus..... 36, **78**, *183*, *200*
Carpilius corallinus..... 36, **78**
Carpilius maculatus..... 36, **78**, *84*
Carpoporus..... **91**, **141**
Carpoporus papulosus..... *90*
cassivelaunus, Corystes..... **175**, *198*, *238*
catalai, Actaea..... *49*, 50
Catometopa..... 31, 197
Catométope.. 22, 36, 77, 168, 175, **176**, **189**, **190**, **197**, 202, 203, 204, 215, 218, 220, 222
cavernosus, Glyptoxanthus..... 66, *67*, **68**
cavipes, Actaea..... 68
(Celuca), Uca..... **154**
Cénobites..... 38
Ceratoplax..... **204**
channeri, Lyreidus..... **235**
cheiragonus, Telmessus..... **178**, **180**, *240*, **241**
chimmonis, Notosceles..... **233**
Chionoecetes..... **250**
Chionoecetes japonicus..... **245**, **250**
Chionoecetes opilio..... **245**, **250**
Chlorinoides..... **138**
Chlorinoides barunai..... **89**, 104, **138**, 164, 197
Chlorinoides longispinus..... **138**, 158
Coenobitidae..... 21
Conchoecetes..... **230**
Conchoecetes andamanicus..... **230**
consobrinus, Macrophthalmus..... **151**, *210*, **211**
convexus, Carpilius..... 36, **78**, *183*, *200*
corallinus, Carpilius..... 36, **78**
† corallinus, Phrynolambrus..... **55**, **56**
cordatus cordatus, Ucides..... *212*, *213*, **214**
corrosus, Glyptoxanthus..... 47, 66, *67*, **68**
corrosus, Xantho..... 67
Corycodus..... **129**, **237**
Corycodus disjunctipes..... **237**
Corystes.. 35, 41, 43, 70, 74, 81, 84, 86, 87, 123, **128**, **132**, 133, 154, 163, **175**, **178-177**, 181, **187**, 188, **198**, **218**, **241**, 252, **257**, 265, 266, 267
Corystes cassivelaunus..... **175**, *198*, *238*
Corystes dentatus..... 238
Corystidae.. 33, 34, 80, 81, 86, 99, 154, 176, 187, **198**, *199*, *238*, **241**, 259
Corystiens..... 33
Corystoidea..... 33, 162, 176, *238*, 263, 264
Corystoides.. 22, 34, 35, 43, **98**, 99, **134**, 154, **197**, **259**
Corystoides abbreviatus..... 178, *179*
Cosmonotus..... **128**, 163, **232**, **233**, **235**
Cosmonotus genkaiae..... **235**
Cosmonotus grayi..... **235**
couchi, Monodaeus..... **202**
cranioides, Dromidiopsis..... **229**
crassimanus, Eucratopsis..... *204*
crenulatus, Metaplax..... **209**
crenulatus, Platyxanthus..... *93*, **94**, **183**
cristatum, Paracleistostoma..... 164
cristatus, Lophozozymus..... **63-64**
cruentata, Goniopsis..... 187, 206, *207*
Crustacé.. 13, 14, 15, 31, 37, 41, 42, 43, 69, 71, 72, 96, 120, 123, 128, 130, 172, 189, 215, 221, 251, 252
Cryptocneminae..... **145**, **146**, **147**, 155
Cryptocnemus..... 155
Cryptodromia..... **125**, 130, **227**, **228**
Cryptodromia areolata..... **229**
Cryptodromia gilesi..... **229**
Cryptodromia granulata..... **229**
Cryptodromia hilgendorfi..... **229**
Cryptodromia micronyx..... **229**
Cryptodromia tumida..... **124**, **191**, **229**
Cryptolithodes..... 36
Cryptolithodes sitchensis..... **19**
Cryptopodia..... 19, **105**, 118
Cryptopodia fornicata..... 32, 162
cultripes, Demania..... **61**
cultripes, Xantho..... 58, 61
cultripes, Xantho reynaudi..... 58
cultripes, Xantho reynaudi var..... 58
cupulifer, Polydectus..... *76*, 77, **239**, *244*, *245*
curacaoense, Sesarma..... **143**
cursor, Ocypode.. **105**, **150**, *210*, **211**, **218**, *219*, 220
cuvieri, Paromola..... **193**, **230-231-232**
Cyclodorippinae..... **129**, 171, 172

Source : MNHN, Paris

Cyclodorippe 129
Cyclograpsus..... 143, 152, 156, 170, 209
Cyclograpsus integer..... 143, 175, 209
Cyclograpsus punctatus..... 143, 209
Cyclometopa 31, 197
Cyclométope.. 18, 42, 77, 176, 189, 197, 202, 203, 204, 222
Cycloplax 206
Cycloxanthops.. 43, 70, 86, 91, 141, 200, 263-264
Cycloxanthops sexdecimdentatus.. *85*, 91, 259
Cymonomus..... 129, 237
Cymonomus bathamae..... 237
Cymonomus granulatus.. 131, 174, 194, 195, 237, 258
Cymonomus quadratus..... *192*, 193, 194
Cymonomus trifurcus..... 237
Cymopolia 111
Cymopolidae.. 111, 144-145, 185-186, 214-215
Cymopolus..... 129, 236, 237
Cymopolus asper.... 131, *192*, 193, 194, 238, 237
Cyrtograpsus..... 123, 142, 151, 156, 208
Cyrtoplax..... 206, *242*, 243
Cyrtoplax schmitti..... 204, *205*
Cyrtoplax spinidentata..... 204, *205*, *242*, 243
Cyrtorhina..... 128, 163, 194, 232, 233
Cyrtorhina granulosa..... 194, 233

D

Dacryopilumnus 89
Dacryopilumnus eremita..... 89, 159, 185
danae, Thalamita..... 249
Daira.. 49, 50, 53, *54*, 55, 56, 81, 86, 88, 98, 138, 166, 185, 197, 204, 223, 258
Daira americana..... 55
† Daira depressa..... 55
† Daira eocenica..... 55
Daira perlata.. *53*, *54*, 55, 74, 83, *84*, *183*, 267
† Daira speciosa..... 55
Dairoides.. 49, 50, 55, 56, 81, 88, 98, 99, 138, 166, 197, 259
Dairoides kusei.. 50, *52*, *53*, 55, *97*, 138, 157
Dairoides margaritatus..... *51*, 52
Daldorfia..... 96, 98, 99, 259
Daldorfia bouvieri..... 96, 138
Daldorfia horrida..... 37, 96
Décapode.. 13, 14, 16, 17, 18-21, 37, 39, 41, 42, 43, 45, 70, 72, 73, 75, 77, 120, 121, 170, 172, 216, 221, 222, 248, 250, 251, 252
dehaani, Dromia. 124, 125, 191, *192*, 193, 227, 229
dehaani, Sesarma..... 143, *206*
Demania..... 33, 37, 57-59, *60*, 61, *62*
Demania alcalai..... 57
Demania haccalipes..... 59, 61
Demania baccalipes ?..... 59
Demania cultripes..... 61
Demania intermedia..... 61
Demania aff. intermedia..... 61
Demania japonica..... 58, 61
Demania macneilli..... 57
Demania reynaudi..... 58-59, 61
Demania rotundata..... 58, *62*
Demania scaberrima..... 57, 59, *60*, 61, *62*
Demania splendida..... 33, 57, 58
Demania squamosa..... 59, *62*
Demania toxica 57, 58, *62*,
dentata, Retropluma..... 148
dentatus, Corystes..... 238
denticulata, Lybia..... *76*, 77, 239, *246*
denticulata, Perimela..... 198
dentipes, Metaplax..... *206*, 209
dentipes, Plagusia..... 245
† depressa, Daira..... 55
depressa, Plagusia..... 175
depressa depressa, Plagusia..... 206
depressa tuberculata, Plagusia..... 245
depressus, Gaetice..... *206*
† Diaulax 79
Dicranodromia 129
Dicranodromia doderleini..... 174
Dicranodromia mahyeuxi. 129, 174, *192*, 193, 194, 235, *236*
Dicranodromia ovata..... 174
dilatatus, Macrophthalmus..... 211
Discoplax 152
disjunctipes, Coryeodus..... 237
diverticulatus, Hypocolpus..... 34
doderleini, Dicranodromia..... 174
dodone, Lophozozymus..... 64, 65
dodone, Xantho..... 64
dolichophallus, Xenophthalmodes..... 168, *169*
Domecia 98
Dorippe.. 108, 113, 129, 130, 139, 155, 159, 175, 183, 195, 200, *216*, 218, 280
Dorippe lanata..... *102*, 175, 187, 198, *199*
Dorippidae.. 44, 96, 100, 101, *102*, 103, 111, 113, 118, 129, 130, 139, 155, 162, 171, 172, 176, 187, 195, 198, *199*, 216, 223, 241, 260
Dorippinae 171
Dorippinea 129
dorsipes, Ranilia..... 235
Dotilla.. 44, 105, 109, 123, 142, 151, 155, 156, 211
Dotilla fenestrata..... 151
Dotilla mictyroides..... 109
Dotilla sulcata..... 151
Dotilla wichmanni..... 105, 151
dovii, Euphylax..... 23
Dromia.. 41, 121, 124, 125, 156, 222, 227, 229, 237, 254

Source : MNHN, Paris

Dromia dehaani. **124**, **125**, **191**, *192*, 193, **227**, **229**,
Dromia personata..... **124**, **125**, 130, 156, **191**, **227**, *228*, **229**, 230,
Dromia vulgaris..... 156
Dromiacea.. 13, 42, 44, 75, 77, 104, 118, 122, **123-126**, 130, **173**, 190, **191**, *192*, 193, 223, **227-230**, 252, **254-255**, 267
Dromiacé.... 22, 41, 73, 121, 125, 224, 255
dromiaeformis, Trichia.... *24*, *26*, 35, *140*, 141
dromiaeformis, Zalasius..... *164*
Dromidia..... **227**, **230**
Dromidia antillensis.. **124**, **125**, 130, **191**, *192*, 193, **230**
Dromidia hirsutissima..... **124**, 130
Dromidia unidentata..... **124**, **125**, 130
Dromidiopsis..... **124**, 130
Dromidiopsis cranioides..... **229**
Dromidiopsis excavata..... **124**
Dromiens..... 41
Dromies..... 18, 156
Dromiidae.. 16, 40, 42, 43, 44, 123, **124-125**, 126, 130, 156, 171, **173**, **191**, *192*, 193, 223, 224, **227-230**, 235, **254**, 255, 268
Dromiidea..... 43
Dynomène..... 125
Dynomene..... **125-126**, **173**, 227, **230**, 255
Dynomene filholi..... **125**, **230**
Dynomene hispida.. **125**, **191**, *192*, 193, *228*, **229**, **230**
Dynomene pilumnoides..... **230**
Dynomene praedator..... **125**
Dynomenidae.. 43, 44, 123, **125-126**, 130, 170, **173**, **191**, 192, **193**, *228*, 229, **230**, 235, **255**, 268
Dynoméniens..... 41

E

Ebalia..... **103**, 155, **241**
Ebalia laevis..... **241**
Ebalia longimana..... 223
Ebalia tuberosa..... 145
Ebaliinae..... **145**, **146**, **147**, 155, **195**, *196*
echinatus, Lambrus..... **105**
echinatus, Platylambrus..... 56
Echinocerus..... 19
Ecrevisse..... *30*, 41, 42, 222
edmondsoni, Lybia..... **239**, *244*, 245
edwardsi, Lophozozymus..... 63, **64**
Edwardsium..... 203
Elamena..... **110**, **149-150**, 156, **262**
Elamena pilosa.. **110**, **111**, **149-150**, **186**, *210*, 211, **215**
Elamenopsis..... **150**, **186**
elegans, Latreillia..... **127**
elegans, Medaeus..... **202**
elegans, Philyra..... **147**
† eocenica, Daira..... 55
Epigrapsus..... 123, **136**, **145**, **152**, 156, **214**
Epigrapsus politus..... **214**
Epixanthus..... **89**, **141**, **200**
eremita, Dacryopilumnus..... **89**, 159, **185**
Erimacrus.. **88**, 99, **136-137**, 154, **177-178**, **180**
Erimacrus isenbeckii..... **178**
Eriocheir.. 21, 43, **106**, 123, **142**, **151**, 155, **208**
Eriocheir sinensis. **142**, **143**, 157, 158, 160, 206, *207*
Eriphia..... 40, **89**, **141**
Eriphia spinifrons..... **89**, **259**
erosus, Glyptoxanthus..... **66**, *67*, *90*, 185
erosus, Lophopanopeus..... 57
erosus, Lophoxanthus..... 57
erosus, Thyrolambrus..... **98**
† Eryonidae..... 15
estuarinus, Hexapus..... **117**
Ethusa..... **103**, 129, 130, **139**, 154
eucheir, Xenostoma..... **237**
Eucratoplax guttata..... 204
Eucratopsinae..... **206**
Eucratopsis..... **206**
Eucratopsis crassimanus..... *204*
Eumedoninae..... 100, 118, 241
Euphylax dovii..... 23
Euplax..... **151**, 156, 211
Euplax tridentata..... **151**, **211**
Eurynolambrus.... **32-33**, 36, 43, **104**, **138**, **260**
Eurynolambrus australis.. **32-33**, **197**, **239**, **241**
Euryozius..... 79
Euryozius bouvieri..... **89**
Euxanthus..... **91**, **141**, 164
Euxanthus sculptilis..... *90*
evestigatus, Lophozozymus..... 61, **65**
excavata, Dromidiopsis..... **124**

F

Fabia..... 161
Fabia subquadrata..... **261**
felipensis, Glyptoxanthus..... 68
fenestratata, Dotilla..... **151**
festae, Uca (Minuca)..... **153**
filholi, Dynomene..... **125**, **230**
† floridana, Ocalina..... **79**
floridus, Xantho..... **176**
forceps, Lupella..... 23
fornicata, Cryptopodia.....32, 162
Forestia..... **141**

Source : MNHN, Paris

G

Gaetice **208**
Gaetice depressus..... *206*
Gaillardiellus **141**
Galathées 15, 222
Galatheidae..... 15, 120
Galatheoidea..... 15, *20*, 21
Galene..... **203**, 221
Galene bispinosa..... *204*
Gardineria 79
Gecarcinidae.. 21, 100, **106-107**, 118, 123, **136**, **145**, **152**, 156, 162, 176, 183, 187, **212**, *213*, **214**, 218, 220, **241**, **243**, **260**, **261**
Gecarcinus.. 123, **138**, **145**, **152**, **212**, *213*, 214, 218, 220, 261
Gecarcinus planatus.. **106-107**, **152**, **212**, *213*, **214**
Gecarcinus ruricola..... **152**
Gecarcinus weileri..... **152**, **214**
Gecarcinus (Gecarcinus) lateralis lateralis.. **214**
Gecarcinus (Johngarthia) planatus..... **214**
Gecarcinus (Johngarthia) weileri..... **214**
Gecarcoidea..... **136**, **145**, **152**, 156
Gelasimes 222
Gelasimus..... 121
genkaiae, Cosmonotus..... **235**
Geograpsus..... **142**, 155, **208**
Geryon..... **99**, 259
Geryönidae..... 44, **99**, 259
gibbesi, Percnon..... **175**
gilesi, Cryptodromia..... **229**
glahra, Plagusia..... **144**, **151**, 159
glaber, Lophozozymus..... 61, **65**
Globopilumnus..... 43, **89**, **200**, 216, **243**
Globopilumnus africanus..... 200, *201*
Glyptoplax..... **208**
Glyptoxanthus.. 47, 48, 56, **65-68**, **91**, **141**, 162, 164, 239
(Glyptoxanthus), Actaea..... 65
Glyptoxanthus angolensis.. **86**, *67*, **68**, 159, *185*
Glyptoxanthus cavernosus..... 66, *67*, **68**
Glyptoxanthus corrosus..... 47, 66, *67*, **88**
Glyptoxanthus erosus..... **66**, *67*, *90*, 185
Glyptoxanthus felipensis..... 68
Glyptoxanthus hancocki 66, **68**
Glyptoxanthus labyrinthicus 66, **68**
Glyptoxanthus meandricus..... 66, **68**
Glyptoxanthus meandrinus..... 66, **68**
Glyptoxanthus vermiculatus..... **66**, *67*, 68
Gomeza 80
Goneplacidae.. 80, 114, 118, **189**, **190**, 203, **206**, **212**, *213*, 219, 223, **241**
Goneplax rhomboides..... 176
Goniopsis..... **142**, 155, **208**, 209, 218
Goniopsis cruentata..... 187, 206, *207*
Gonoplacidae 197
gracilis, Oregonia..... **89**
gracilis, Pachygrapsus..... **142**, **178**
graeffi, Macrophthalmus..... **211**
granosimana, Pseudoliomera..... *92*
granulata, Calappa..... 96, **139**, *198*, 222, **259**
granulata, Cryptodromia..... **229**
granulata, Petalomera..... **230**
granulatus, Cymonomus.. **131**, **174**, **194**, **195**, **237**, **256**
granuliferus, Hexapus..... **117**
granulosa, Cyrtorhina..... **194**, **233**
granulosus, Medaeops..... 57
Grapsidae.. 100, **105-106**, 118, **142-144**, **151-152**, 155, 156, 160, 162, 164, 176, 183, 187, **206**-*207*-208-209, 218, 220, **241**, **243**, **245**
Grapsinae.. **105-106**, **151**, 155, **206**, *207*, **208**, 209, 218
Grapsoïde..... 39, 40, 158
Grapsoidea 197
Grapsus.. 43, **105-106**, **142**, 155, **208**, 218, 222, **230**
Grapsus tenuicrustatus.. **105-106**, **142**, **151**, **206**, *207*
grayi, Cosmonotus..... **235**
guanhumi, Cardisoma..... **152**
guezei, Lophozozymus..... 61, **63**, *67*
guinotae, Percnon..... **144**
Guinotellus..... **91**, **141**
Guinotellus melvillensis..... *90*
guttata, Eucratoplax..... 204
guttatum, Sesarma..... **143**
Gymnopleura.. 13, 74, 75, 77, **127-129**, 130, **163**, 172, **174**, **193-194**, **232-235**

H

Halicarcinus.. **110**, **111**, **149-150**, 156, **250**, 262
Halicarcinus lacustris..... **250**
Halicarcinus paralacustris..... **250**
Halicarcinus planatus.. **110**, **111**, *112*, **149-150**, **215**
Halimede..... **94**, **141**, **200**, **202**, **203**, 216
Halimede ochtodes..... *92*, **203**, *204*
Halimede aff. ochtodes..... *92*
hancocki, Glyptoxanthus..... 66, **68**
Hapalocarcinoidea..... 80
† Harpactocarcinus mississipiensis 79
† Harpactoxanthopsis..... 79
Harrovia 31
hastatus, Paratymolus..... **237**
hastatus, Portunus..... *23*
hatagumoana, Lybia..... **239**, *244*, 245

Source : MNHN, Paris

Helice..... **143**, **144**, **152**, 156, **209**
Helice tridens tridens..... *206*
hematocheir, Sesarma..... **143**
Hemiplax **211**
Hemisphaerodromia abellana..... **124**, 130, **230**
hendersoni, Raninoides..... **233**
henslowi, Polybius..... 23
Hepatella..... 96, **98**, 155
hepatica, Calappa..... **222**
Hepatus..... 96, **98**, 155, 162, 164, **197**
herbsti, Panopeus..... **206**
Heterocrypta..... **105**, 118
Heteropilumnus **203**
Heterozius.. 22, 36, 98, **100**, 118, **134**, 154, **197**, **259**
Heterozius rotundifrons..... 178, *179*
Hexapodidae.. 16, 43, 75, **114-115**, 116, **117-118**, **145**, 155, 167, **215**, 220, **261**, 267-268
Hexapodinae..... **114**, 115, **145**, 167, **215**
Hexapus..... **117**, 155
Hexapus estuarinus..... **117**
Hexapus granuliferus..... **117**
Hexapus sexpes.. *115*, *116*, **145**, 159, **167**, *169*, **185**
Hexapus stebbingi..... **167**
Hexapus (Thaumastoplax) anomalipes..... **117**
hieroglyphica, Actaea..... 68
hilgendorfi, Cryptodromia..... **229**
Hippoidea..... *20*, 21, 128
birsutissima, Dromidia..... **124**, 130
hirtellus, Pilumnus..... *92*, 176, *200*
hirtipes, Cardisoma..... **152**, *212*, *213*, **214**
birtipes, Paraxanthus..... 85
hispida, Dynomene.. **125**, **191**, *192*, 193, *228*, **229**
holsatus, Macropipus..... *23*
Homalaspis..... **94**, **141**, 155, **183**, **264**
Homalaspis plana..... *93*, **94**, **183**, *184*
Homard..... 40, 42, 221
Homaridea..... 252
Homola.. 19, *20*, 44, **126-127**, 130, 222, 227, **230-232**, **255**
Homola acutispina..... **232**
Homola alcocki..... **232**
Homola barbata..... **174**, **232**
Homola orientalis..... **232**
Homola vigil..... *192*, 193
Homolidae.... 22, 42, **126-127**, 223, 252, **255**
Homolidea 43
Homolidès 104
Homolodromia..... **129**, **235**
Homolodromia paradoxa..... **235-236**
Homolodromiidae.. 16, 43, 120, **129**, 130, **174**, *192*, 193, **194**, **235-236**, **256**
Homolodromiinae **129**
Homologenus..... **127**, **232**
Homologenus braueri..... **232**
Homologenus malayensis..... **232**
Homologenus rostratus..... **127**, *192*, 193, **232**
Homoloidea.. 44, 69, 75, 118, 122, **126-127**, 130, **174**, 191, *192*, **193**, **230-231-232**, **255**, 268
horiii, Trichia... *24*, *26*, **27**, 35, *140*, **141**, *164*, **166**
horrida, Daldorfia..... 37, **96**
horrida, Parthenope..... 37
horvathi, Tritodynamea..... **158**
huttoni, Neommatocarcinus..... 219
huzardi, Sesarma..... **106**, 266
Hyas..... **104**, **175**
Hyas araneus..... 251
Hymenosoma 156
Hymenosoma orbiculare..... **150**
Hyperolissa..... 223
Hyperomerista 222
Hypocolpus 34
Hypocolpus diverticulatus..... 34
Hypocolpus perfectus..... *34*, 35
Hymenosomatidae.. 44, 87, 100, 104, **110-111**, *112*, **149-150**, 156, 162, 176, 185, **186**, 187, 196, *210*, 211, **215**, 219, 220, 241, **250**, 265
Hypsophrys **232**
Hypsophrys noar..... **232**

I

Ilia..... **103**, 155, **195**, **196**, 216, *217*, **218**
Ilia nucleus..... **146-147**, **195**, *196*
Ilyoplax **211**
imajimai, Trichia..... *24*, 26, *140*, 141, *164*, **166**
immaculata, Plagusia..... **144**
imperialis, Osachila..... 162
incisus, Lophozozymus..... **63**
incisus, Xantho..... **63**
incisus incisus, Xantho. *85*, *182*, 183, 200, *201*, **259**
Insecta aptera..... 31
Insecte..... 14, **71**, 72, 124
insignis, Uca..... **250**
integer, Cyclograpsus..... **143**, **209**
integra, Lyreidus..... **235**
integrifrons, Pseudodromia..... **230**
intermedia, Demania..... **61**
intermedia, Demania aff. 61
intonsus, Lophozozymus..... **65**
Iphiculus..... **103**, **146**, **147**, 155
isenbecki, Erimacrus..... **178**

J

japonica, Demania..... **58**, 61
japonica, Osachila..... 162

Source : MNHN, Paris

japonica, Petalomera..... 230
japonicus, Chionoecetes..... 245, 250
japonicus, Macrophthalmus..... 151, 211
japonicus, Tymolus..... 174, 194, 237, 256
(Johngarthia) Gecarcinus, planatus..... 214
(Johngarthia) Gecarcinus, weileri..... 214
Jonas..... 80

K

kempi, Macrophthalmus..... 151
kosugei, Petalomera..... 230
Kraussia.. 81, 86, 91, 136, 154, 181, 200, 216, *240*, 241, 258, 263-264
Kraussia rugulosa..... *85*, 198, *199*, *240*, 241
kusei, Dairoides, .. 50, *52*, *53*, 55, *97*, 138, 157

L

Labidochirus..... 19
Labidochirus splendescens..... 19
labyrinthicus, Glyptoxanthus..... 66, 68
lactaea, Uca..... 154
lacustris, Halicarcinus..... 250
laevis, Ehalia..... 241
laevis, Raninoides..... 128, *192*, 193, 194, 233
Lambdophallus..... 117
Lambdophallus anfractus..... *116*, 117, 167
Lambrus..... 104-105, 118, 138, 216
Lambrus angulifrons..... 105
Lambrus calappoides..... 105
Lambrus echinatus..... 105
Lambrus longimanus..... 105, 197, 198, *199*
lamellipes, Lophoxanthus..... 57, *97*
lanata, Dorippe..... *102*, 175, 187, 198, *199*
Langouste..... 221
lateralis lateralis, Gecarcinus (Gecarcinus).. 214
latreillei, Macrophthalmus..... 151, 211
Latreillia..... 127, 130, 232, 255
Latreillia elegans..... 127
Latreillia phalangium..... 232
Latreillia valida..... 127, 193, 232
Latreilliinae..... 255
Latreillopsis..... 232
Latreillopsis major..... 232
Latreillopsis petterdi..... 232
latro, Birgus..... 21
latus, Notopoides..... 233
Lépidoptères..... 249
leptocbelis, Lyhia..... 239, *246*
leptodactylus, Uca (Minuca)..... 154
Leptograpsus..... 208
Leucosia... 104, 147, 155, 162, 195-196, 216, *217*, 218, 220, 263
Leucosia longifrons..... 147, 195-196
Leucosia unidentata..... 195-*196*
Leucosiens..... 23
Leucosiidae.. 22, 23, 44, 77, 96, 100, 103-104, 118, 124, 139, 145-146, 155, 161, 162, 164, 176, 190, 195-196, 216, *217*, 218, 220, 223, 241, 243, 254, 260, 262, 263, 268
Leucosiinae..... 146, 147, 155, 195, *196*
Leurocyclus..... 104, 138
Lithodes..... 20
Lithadia.. 44, 103, 145, 155, 195, 196, 216, *217*, 218
Lithadia cariosa..... 166, 195, *196*
Lithodidae..... 14, 19, 21, 120, 252
litterata, Varuna..... 106, 142, 206, *207*, 266
Lomidae..... 20, 120
Lomis..... *20*-21
longicarpus, Mictyris... *108*, 109, *210*, 211, 214, 262
longicornis, Pisidia..... 18
longicornis, Porcellana..... 18
longifrons, Leucosia..... 147, 195-196
longimana, Ebalia..... 223
longimanus, Lambrus..... 105, 197, 198, *199*
longispinus, Chlorinoides..... 138
Lopholithodes..... 19-20
Lopholithodes foraminatus..... 19-20
Lophopanopeus..... 204
Lophopanopeus erosus..... 57
Lophoplax..... 204
Lophoxanthus..... 33, 57, 61
Lophoxanthus erosus..... 57
Lophoxanthus lamellipes..... 57, *97*
Lophoxanthus reynaudi var. haccalipes.. 59
Lophoxanthus reynaudi cultripes..... 58
Lophozozymus..... 36, 37, 61, 63-65
Lophozozymus cristatus..... 63-64
Lophozozymus dodone..... 64, 65
Lophozozymus edwardsi..... 63, 64
Lophozozymus evestigatus..... 61, 65
Lophozozymus guezei..... 61, 63, *67*
Lophozozymus incisus..... 63
Lophozozymus intonsus..... 65
Lophozozymus glaher..... 61, 65
Lophozozymus pictor..... 61, 64, 65
Lophozozymus pulchellus..... 61, 64
Lophozozymus rathbunae..... 65
Lophozozymus rathhuni..... 65
Lophozozymus simplex..... 65
Lophozozymus superhus..... 61, 63, 64
Lupella forceps..... 23
Lyhia..... 36, 94, 141, 155, 204, *244*, 245
Lyhia denticulata..... *76*, 77, 239, *246*
Lybia edmondsoni..... 239, *244*, 245
Lybia hatagumoana..... 239, *244*, 245

Source : MNHN, Paris

Lybia leptochelis..... **239**, *246*
Lybia plumosa..... **239**, *246*
Lybia tessellata..... *76*, 77, **239**, *244*, **245**
Lybia aff. plumosa..... **246**
Lyreidus.. 44, 122, **127**, **128-129**, 130, 163, 173, **174**, **194**, **233**, **235**
Lyreidus brevifrons..... **235**
Lyreidus channeri..... **235**
Lyreidus integra..... **235**
Lyreidus politus..... **235**
Lyreidus stenops..... **235**
Lyreidus tridentatus..... **129**

M

mäandrina, Actäa..... 68
macgillivrayi, Ommatocarcinus..... 212, *213*
macneilli, Demania..... 57
† macrocheilus, Palaeocarpilius..... 36
Macrogastres..... **221**, **222**
Macrogastres anormaux..... 222
Macrogastres normaux..... 222
Macrophthalminae.. **105**, **151**, 155, 156, **211**, 212
Macrophthalmus.. **105**, 123, 125, **142**, **151**, 155, 156, **211**
Macrophthalmus consobrinus..... **151**, *210*, **211**
Macrophthalmus dilatatus..... **211**
Macrophthalmus graeffi..... **211**
Macrophthalmus japonicus..... **151**, **211**
Macrophthalmus kempi..... **151**, **211**
Macrophthalmus latreillei..... **151**, **211**
Macrophthalmus milloti..... **151**, **211**
Macrophthalmus pacificus..... **211**
Macrophthalmus parvimanus..... **151**, *210*, **211**
Macrophthalmus (Euplax)..... 211
Macrophthalmus (Hemiplax)..... 211
Macropipus arcuatus..... *23*
Macropipus holsatus..... *23*
Macropipus puber..... 73
Macropodia..... 162
Macropodia rostrata..... 160
Macroure.. 15, 16, 17, 18, 41, 77, 120, 248, 255
Macroures anormaux..... 222
Macrura..... 42, 172
maculatum, Sesarma..... **143**
maculatus, Carpilius..... 36, **78**, *84*
maenas, Carcinus.. 43, 44, 121, 158, 160, 161, 162
mahyeuxi, Dicranodromia.. 129, **174**, *192*, 193, **194**, *236*, **236**
Maja.. 40, 43, 44, **104**, **138**, 162, 216, 252, 254, 256, **257**, 260
Maja squinado.. **104**, **196**, 198, *199*, 252, 253
Maja verrucosa..... 221
Majidae.. 16, 19, 32, 33, 36, 44, 100, **104**, 118, **137-138**, 154, 160, 162, 164, 176, 187, **196**, **197**, 198, *199*, 216, 223, **239**, **241**, 243, 245, 247, 260
Malacoplax..... **206**
Malacoplax californiensis..... *204*
malayensis, Homologenus..... **232**
mamillaris, Orithyia..... 103
maracoani maracoani, Uca..... **105**, **150**
margaritatus, Dairoides..... *51*, **52**
margarodes, Actumnus..... 50
mariannae, Pariphiculus..... **147**
marmoratus, Pachygrapsus.. 122, **142**, 158, **176**, 187
Matuta.. 36, 44, **96**, 99, **139**, **195**, **259**, 266
Matuta planipes..... **96**, 198, *199*, 254
Matutinae..... **96**, **99**, 118, 155, **195**, 198, *199*
Maxillothrix actaeiformis..... 230
meandricus, Glyptoxanthus..... 66, **68**
meandrinus, Glyptoxanthus..... 66, **68**
Medaeops..... 57, 203
Medaeops granulosus..... 57
Medaeus..... **202**-203
Medaeus elegans..... **202**
Medaeus ornatus..... **202**
Medaeus Reynaudi..... 59, *62*
mederi, Sesarma..... **143**
mediterraneus, Carcinus..... 73, 200, *201*, **266**
meinerti, Sesarma..... **143**
Melia..... 204, 221
melvillensis, Guinotellus..... *90*
Menippe.. 74, 80, **88-89**, **185**, **200**, 216, **239**, **241**, *242*, 267
Menippe mercenaria..... **88**, **89**, 187, **259**
Menippe nodifrons..... **88**, *182*, **183**
Menippinae.. 80, **88-89**, **141**, 155, **166**, 187, **200**, *201*, 202, 222, 223, **241**, *242*, **243**, **259**
mercenaria, Menippe..... **88**, **89**, 187, **259**
Mertonia..... **204**
Metaplax..... **143**, **152**, 156, **209**
Metaplax crenulatus..... **209**
Metaplax dentipes..... *206*, **209**
Metaplax tredecim..... 209
Metopograpsus..... **142**, 155, **208**, 209
microcéphalés, Brachyures..... 23
micronyx, Cryptodromia..... **229**
Mictyridae.. 16, 21, 34, 43, 44, 100, **107**, *108*, **109**, **118**, **152-153**, 156, 170, *210*, **211**, **214**, 219, 220, **241**, **262-263**, 265, 268
Mictyris..... **107**, 108, **109**, 156, 219
Mictyris longicarpus.. *108*, **109**, *210*, 211, **214**, **262**
mictyroides, Dotilla..... **109**
miliaris, Actumnus..... 50
milloti, Macrophthalmus..... **151**, **211**
(Minuca), Uca..... **150**, **153-154**
(Minuca) festae, Uca..... **153**

Source : MNHN, Paris

(Minuca) leptodactylus, Uca..... **154**
(Minuca) mordax, Uca..... **153**
(Minuca) stenodactylus, Uca..... **153**
(Minuca) thayeri thayeri, Uca..... **153**
minutus, Planes..... *206*
mirabilis, Probeebei..... **19**
† mississipiensis, Harpactocarcinus..... 79
Mithrax..... 38, 41, 43, **104**
Mithrax spinosissimus..... 37, *38*, 39
moebii, Xenophthalmodes.... **167**, *168*, *169*, **170**
Monodaeus..... *202*-203
Monodaeus couchi..... *202*
Monodaeus rectifrons..... **202**
Monodaeus rouxi..... *202*
Monodaeus tuberculidens..... **202**
mordax, Uca (Minuca)..... **153**
morsei, Xenophthalmodes..... **170**
multicristata, Pseudactaea..... 46
† multispinata, Palaeotrichia..... *24*
murrayi, Pseudodromia..... **230**
Mursia..... **96**, 139
Myriapodes..... 248

N

Natantia . 15, 17, 41, 42, 77, 172, 216, 252
Nautilocorystes.. 43, **81**, 83, **87**, 88, 99, 123, 132, **133**, 135, 154, 163, **166**, **177**, 181, **198**, **241**, 259
Nautilocorystes ocellatus..... *82*, 83, *238*
Neommatocarcinus 219
Neommatocarcinus huttoni..... 219
Neopanope **204**
Neorhynchoplax 150
Nepbrops..... 41, **173**, 239
Nephrops norvegicus..... **224**, *225-226*
noar, Hypsophrys..... **232**
nobilii, Banareia..... *25*
nodifrons, Menippe..... **88**, *152*, 183
norvegicus, Nephrops..... **224**, *225-226*
Notopinae **233**
Notopodes 123
Notopoides..... 163, **233**, **255**
Notopoides latus..... **233**
Nctopus..... **233**, **235**, **255**
notopus, Ptenoplax..... 114
notopus, Retropluma..... *112*, **114**, **148**, **167**
Notosceles..... 163, **232**, **233**
Notosceles chimmonis..... **233**
Notosceles viaderi..... **128**, **194**, **233**
Novactaea **141**
Nucia..... 44, **146**, 155
Nucia tuberculosa..... **146**
nucleus, Ilia..... **146**-**147**, **195**, *196*

O

obesa, Palicus *113*
† Ocalina..... 36, **79**, **141**
† Ocalina floridana..... **79**
ocellatus, Nautilocorystes..... *82*, 83, *238*
ochtodes, Halimede..... *92*, **203**, *204*
ochtodes, Halimede aff..... *92*
Ocypode... 19, *20*, 36, 43, **105**, 123, **142**, 150, 156, 170, **209**, **260**, 266
Ocypodes 222
Ocypode cursor.. **105**, **150**, *210*, **211**, **218**, *219*, 220
Ocypodidae... 44, 100, **105**, 109, 118, **142**, **150**-**151**, 152, 155, 156, 162, 164, 176, 187, **209**-*210*-**211**-**212**, *213*, 214, **216**, *217*, **218**, **219**, 220, **241**, **243**, 250, 260
Ocypodinae.. **105**, **150**, **153**-**154**, 156, **209**, *210*, **211**
odhneri, Banareia..... *94*
Oedipleura..... **152**, **214**
Ommatocarcinus..... **206**, 219
Ommatocarcinus macgillivrayi..... 242, *243*
opilio, Chionoecetes..... **245**, **250**
orbiculare, Hymenosoma..... **150**
orbignyi, Platyxanthus.. *93*, **94**, **183**, *242*, 243
Orbignyi, Xantho..... 221
orbitosinus, Portunus..... **249**
Oregonia..... 104, **138**
Oregonia gracilis..... **89**
orientalis, Homola..... **232**
orientalis, Ranilia..... **235**
Orithyia.. 36, 100, **103**, 123, **133**, 139, 154, **177**, **183**, 195, **260**, 266
Orithyia mamillaris..... 103
Orithyia sinica..... **103**, **177**
Orithyiinae..... **103**, 118, 133, 154, **195**
ornatus, Medaeus..... **202**
Osachila..... 96, **98**, 155, **197**
Osachila imperialis..... 162
Osachila japonica..... 162
Osachila stimpsoni..... 164
Osachila tuberosa..... 164
Ostraconotus **19**
Ostracoteres..... 44, **107**, **148**-**149**, 155, **212**
Ostracoteres tridacnae..... 92, **148**-**149**
ostreum, Pinnoteres..... **149**, **261**
Ovalipes..... 100, **101**, **137**
ovalis, Ranilia..... 235
ovata, Dicranodromia..... **174**
Oxyrhyncha.. 18, 31, 33, 81, 36, 88, 99, 100, **104**, 118, 160, **172**, **183**, 190, **196**-**197**, 223, **241**, 247
Oxyrhynque..... 16, 27, 33, 36 40,

Source : MNHN, Paris

Oxystomata.. 22, 31, 36, 42, 44, **96**, 99, 100, 118, 130, 133, **139**, 162, 172, 176, **183**, 190, **195**, *196*, **216**, *217*, **218**, 241, **243**, 259, 260
Oxystomes 122
Ozius..... **89**, **200**

P

Pachygrapsus.. **105**, **142**, 155, **176**, **208**, 209
Pachygrapsus gracilis..... **142**, **176**
Pachygrapsus marmoratus.. 122, **142**, 158, **175**, 178, 187
Pachygrapsus transversus..... **142**, **176**
pacificus, Macrophthalmus..... **211**
Paeduma 114
Pagure 19
Paguridae..... **18**
Paguride..... 21
Paguriens 15
Paguroidea..... 15, **19**, *20*, 21, 120
pagurus, Cancer..... 251, 252, 253, **258**
† Palaeocarpilius..... 36, **78**, **141**
† Palaeocarpilius macrocheilus..... 36, **78-79**
† Palaeocarpilius mississipiensis..... 79
† Palaeocarpilius stenurus..... 36, 79
† Palaeotrichia..... *24*, **25**, 35
† Palaeotrichia multispinata..... **24**
Palicae 111
Palicidae.. 100, **111**, *112*, 113, 118, **144-145**, 155, 162, 176, **185-186**, **214-215**, 220, **261-262**, 265, 267
Palicidés..... 43, **112**
Palicinés..... 111
Palicus..... **111**, **113**, **144-145** 155, **188**
Palicus caroni..... 43, *112*, **113**, **215**
Palicus obesa..... *113*
Palinura..... 15, 252
palmeri, Actaea..... **27**
palmeri, Banarcia..... *25*, **27**, **28**, *94*, **186**
Panopeinae.. 57, 62, **141**, 155, 202, **204**, *205*, **206**, **241**, *242*, **243**
Panopeus..... 57, **204**, **206**
Panopeus herbsti..... **206**
Panoplax **206**
Papillons **249**
papulosus, Carpoporus *90*
Paracleistostoma..... **142**, **151**, 155, **212**
Paracleistostoma cristatum..... 164, *210*, 211
Paractaea..... 46, **141**, **200**
Paragalene **98**
paralacustris, Halicarcinus..... 250
Parapaguridae..... 19
Parapanope..... **94**, **203**
Paratymolus **237**
Paratymolus hastatus..... **237**
Paratymolus pubescens..... **237**
Paraxanthus.. **81**, **86**, 88, **136**, **141**, **181**, **258**, **263-264**
Paraxanthus barbiger..... *85*
Paraxanthus hirtipes..... 85
paradoxa, Homolodromia..... **235-236**
Pariphiculus.. 44, **103**, **146**, **147**, 155, 162, **185**
Pariphiculus mariannae..... **147**
Paromola..... *44*, **126-127**, 130, **232**, **255**
Paromola alcocki..... 255
Paromola alcocki faughni..... **232**
Paromola cuvieri..... **193**, **230**-*231*-**232**
Paromola spinimanus **232**
Paromolopsis **232**
Paromolopsis boasi..... **232**
Parthenope..... 56
Parthenope horrida..... 37
Parthenopidae.. 19, 32, 40, 56, 86, **96**, **98**, 99, 100, **104-105**, 118, **138**, 155, 162, 176, **196**, **197**, 198, *199*, 216, 223, **241**, **243**, 247, 259
Parthénopiens 36
Parthenoxystomata.. 44, **98**, 99, **138**, 155, 162, 164, **197**, 259
parvifrons, Pliosoma..... **33**, *247*
parvimanus Macrophthalmus..... **151**, *210*, **211**
patagonicus, Platyxanthus..... **183**, *184*
péditrême..... 44, 69, 73, 75, 77, 80, 118, 120, 122, **123-131**, **171-172**, **173-174**, **190-191**, **191-195**, 216, 224, **227-237**, 239, 244, 248, 254, **254-256**, 267
Pelaeus..... **94**, **141**, 155, **183**, **264**
Pelaeus armatus..... *93*, **183**, *184*
pelagicus, Portunus..... *23*
Peltarion.. 74, 81, **88**, 99, 123, **135**, 154, 163, **181**, **198**, **259**, **267**
Peltarion spinulosum..... *82*, 83, **88**, **181**
Penaeidea..... 15
Penaeus 42
Pénéides..... 17, 252
Pericnon..... **144**, 155, **209**
Pericnon abbreviatum..... **144**
Pericnon affine..... **144**, **151**
Pericnon gibbesi..... **175**
Pericnon guinotae..... **144**
Pericnon planissimum..... **144**, **208**, **245**
perfectus, Hypocolpus *34*, 35
Perimela..... **87**, 99, 154, 176, 198, **259**
Perimelidae **198**
Perimela denticulata..... **198**
perlata, Daira.. *53*, *54*, **55**, 74, **83**, *84*, *183*, 267
perlatus, Pilumnoides..... **83**, *84*
personata, Dromia.. **124**, **125**, 130, 156, **191**, **227**, *228*, **229**, 230
personatus, Raninoides..... **233**
Petalomera **230**
Petalomera granulata..... **230**

Source : MNHN, Paris

Petalomera japonica..... **230**
Petalomera kosugei..... **230**
Petalomera wilsoni..... **230**
petterdi, Latreillopsis..... **232**
phalangium, Latreillia..... **232**
Philyra..... **103**, 155
Philyra elegans..... **147**
Philyrinae..... **146-147**, 155, **195**, *196*
† Phrynolambrus **49, 56**
† Phrynolambrus corallinus..... **55, 56**
† Phrynolambrus weinfurteri..... 56
† Phymatocarcinus..... 55
picta, Bellia..... **134**, 157, 159, **178**, *179*, **180**
pictor, Lophozozymus..... 61, **64**, 65
pilosa, Elamena.. **110**, **111**, **149-150**, **186**, *210*, 211, **215**
pilula, Scopimera..... **151**
Pilumninae.. 81, 83, 86, **89**, **91**, **141**, 155, **189**, *200*, 202, **203-204**, 223, **241**, *242*, **243**, 259
Pilumninae gonéplaciens **204**
Pilumninae xanthoïdes..... **204**
Pilumnoides.. 81, **83**, 86, 88, **91**, **141**, **200**, **243**
258
pilumnoides, Dynomene..... **230**
Pilumnoides perlatus..... **83**, *84*
Pilumnus..... 43, 87, **89**, **141**, **200**, 216, 222
Pilumnus hirtellus..... *92*, 176, *200*
Pinnixa..... 44, **107**, **149**, 155, 161, **212**, 261
Pinnixa transversalis..... **149**, **185**
Pinnoteres.. *44*, **107**, **148-149**, 155, **212**, 216, *217*, 218, **245**
Pinnoteres ostreum..... **149**, **261**
Pinnoteres pisum.... **107**, **148-149**, 161, *210*, **211**
Pinnoteridae.. 44, *92*, 100, **107**, 114, 117, 118 122, **148-149**, 154, 155, 160, 161, 162, 176, *210*, 211, **212**, **216**, *217*, 218, **241**, **261**
Pisa..... 40, **104**, **138**
Pisa tetraodon..... **196-197**
Pisidia longicornis..... 18
Pisinae 33
pisoni, Aratus..... **144**, 160, 187
pisum, Pinnoteres..... **107**, **148-149**, 161
Plagusia..... **144**, 155, **209**
Plagusia dentipes..... **245**
Plagusia depressa..... **175**
Plagusia depressa depressa..... *206*
Plagusia depressa tuberculata..... **245**
Plagusia glabra..... **144**, **151**, 159, **209**
Plagusia immaculata..... **144**
Plagusia squamosa..... **144**
Plagusiinae.. **106**, **144**, **151**, 155, *206*, 208, **209**
plana, Homalaspis..... *93*, **94**, **183**, *184*
planatus, Gecarcinus..... **106-107**, **152**
planatus, Gecarcinus (Johngarthia)..... **214**
planatus, Halicarcinus.. **110**, **111**, *112*, **149-150** **215**
Planes..... **142**, **208**, 218
Planes minutus..... *206*
planiforma, Retropluma..... **148**, **167**
planipes, Matuta..... **96**, *198*, 254
planissimum, Percnon..... **144**, **245**
platycheles, Porcellana..... 18
Platylambrus..... 56
Platylambrus echinatus..... 56
Platylambrus stellatus..... 56
Platypodia actaeoides..... 48
Platyxanthinae.. 86, *93*, **94**, **141**, 155, **183**, *184* **241**, *242*, **243**, 259, **264**
Platyxanthus.. 86, **94**, **141**, 155, **183**, 223, **241**, *242*, **243**, **259**, **264**
Platyxanthus crenulatus..... *93*, **94**, **183**
Platyxanthus orbignyi..... *93*, **94**, **183**, *242*, 243
Platyxanthus patagonicus..... **183**, *184*
Pleistacantha..... 162
plicatum, Sesarma..... **143**
Pliosoma..... **33**, **241**, *247*
Pliosoma parvifrons..... **33**, *247*
plumosa, Lybia..... **239**, *246*
plumosa, Lybia aff..... *246*
plumosa, Retropluma..... **148**, **167**
Podocatactes 33
Podophthalminae *200*
Podophthalmus..... 100, **101**, **137**, **198**, 218
Podophthalmus vigil..... *200*
polita, Thia..... 83, **135**, 136
politus, Epigrapsus..... **214**
politus, Lyreidus..... **235**
Polybius henslowi..... 23
Polydectinae.. 21, 75, 77, 91, 141, 155, **239**, *244*, 245, *246*, 259
Polydectus..... **94**, **141**, 155, *244*, 245
Polydectus cupulifer..... *76*, 77, **239**, *244*, *245*
Porcellana..... 18, *20*
Porcellana longicornis..... 18
Porcellana platycheles..... 18
Porcellanes..... 15, 252
Porcellanidae..... 14, 21, 120
Porcellanopagurus..... **19**, *20*
Portunidae. *23*, 36, 40, **100-101**, 118, **137**, 154, 162, 176, 187, 198, 200, *201*, 218, **241**, 245, 249, 259, 260
Portunien 40
Portininae 200, *201*
Portunus..... *31*, 36, **137**
Portunus argentatus..... **249**, **250**
Portunus hastatus..... *23*
Portunus orbitosinus..... **249**
Portunus pelagicus..... *23*
Portunus sanguinolentus..... 23, **180-181**, **183**
Portunus sayi..... 23
Portunus xantusii..... **31**
Potamidae..... 21, 80, **144**, 155, 176, **241**
Potamonautes 176
Potamonidae 223
praedator, Dynomene..... **125**

Source : MNHN, Paris

princeps, Uca 250
Prionoplacinae 204, 206
Prionoplax 206
Prionoplax spiniscarpus 204, *205*, 206
Probeebei 19
Probeebeiidae 19
proxima, Scopimera 164
† Psammocareinus 26
Pseudactaea 47
Pseudactaea multicristata *46*
Pseudobrachyoures 13
Pseudocorystes .. 43, **81**, 83, **87**, 99, 123, **132**, 133, 154, 163, **177**, 181, **198**, **241**, **259**, 266
Pseudocorystes armatus 238
Pseudocorystes sicarius *82*, 83, *238*
Pseudodromia **229-230**
Pseudodromia integrifrons **230**
Pseudodromia murrayi **230**
Pseudograpsus **208**
Pseudolambrus 56
Pseudoliomera **91**, **141**
Pseudoliomera granosimana *92*
Pseudothelphusidae **248**, **249**
Pteroplax notopus 114
Ptérygures, Anomoures 222
Ptychognathus **142**
puber, Macropipus 73
pubescens, Paratymolus **237**
pulchellus, Lophozozymus 61, **64**
punctatus, Cyclograpsus **143**, **209**
Pyxidognathus **142**

Q

quadratus, Cymonomus *192*, 193, **194**
Quadrella **96**
quadridentata, Tetraplax 204, *205*

R

radiatus, Xantho 64, 65
Randallia **103**
Ranilia 163, **232**, **233**, **235**
Ranilia atlantica **128**, **194**, *234*, **235**
Ranilia dorsipes **235**
Ranilia orientalis **235**
Ranilia ovalis **235**
Ranina .. 44, 72, **128**, 163, **194**, 222, **232**, **233**, **255**
Ranina ranina .. 44, **128**, *193*, **194**, **233**, *234*, **235**
ranina, Ranina .. 44, **128**, *193*, **194**, **233**, *234*, **235**
Raninea 255
Raninidae .. 44, 74, 75, 104, 120, **127-129**, 163, 172, 173, **174**, 190, 195, 223, **233**, 237, 241, 251, 252, 257, 260, 264, 267
Raninina **233**
Raninoidea .. 69, 122, **127-129**, 130, **174**, **193-194**, **232-235**, **255**
Raninoides **128**, 163, **232**, **233**
Raninoides benedicti **233**
Raninoides bouvieri **128**, **194**, **233**
Raninoides hendersoni **233**
Raninoides laevis **128**, *192*, 193, **194**, **233**
Raninoides personatus **233**
Raninoides serratifrons **233**
rathbunae, Lophozozymus **65**
† Rathbunopon 40
rectifrons, Monodaeus **202**
Reptantia 15, 17, 18, 41, 42, 216, 248, 252
Reptantia Macrura 172
Reptantia Palinura 15
residua, Tbia *82*, 83, **135**, 145, 152
reticulatum, Sesarma **143**
Retropluma **114**, **148**, 155, **200**
Retropluma dentata **148**
Retropluma notopus *112*, **114**, **148**, **167**
Retropluma planiforma **148**, **167**
Retropluma plumosa **148**, **167**
Retropluma sp .. *112*, **114**, **148**, **167**, 212, *213*
Retroplumidae .. 40, 43, 100, 111, **114**, 117, 118, **148**, 155, **167**, **200**, 212, *213*, 220, **261**, 265, 267
reynaudi var. baccalipes, Lophoxanthus 59
reynaudi cultripes, Xantho 58
reynaudi, Demania **58-59**, 61
Reynaudi, Medaeus 59, *62*
Reynaudi, Xantho **58**, 59
reynaudi, Xantho 58
Reynaudii, Xantho 58
Rhizopa **204**
Rhizopinae **167**, **203**
Rhynchoplax **150**
rhomboides, Goneplax 176
ricordi, Sesarma **143**, 187
rostrata, Macropodia 160
rostratus, Homologenus **127**, *192*, 193, **232**
rotundata, Demania **58**, *62*
rotundatus, Atelecyclus 157, *198*
rotundatus, ? Xantho 62
rotundifrons, Heterozius 178, *179*
rotundum, Cardisoma 152
rouxi, Monodaeus *202*
rubroguttata, Calappa **223**
rugulosa, Kraussia *85*, 198, *199*
ruricola, Gecarcinus **152**

S

sakaii, Trichia *24*, *26*, 140, *141*, *164*, **166**
Salacia **138**

Source : MNHN, Paris

sanguinolentus, Portunus..... 23, **180-181, 183**
sapidus, Callinectes..... 73, **137,** *200,* 251, 266
savignyi, Actaea *49,* 50
savignyi-calculosa, Actaea groupe..... 50, 56
sayi, Portunus..... 23
scaberrima, Demania..... **57, 59,** *60,* 61, *62*
scaberrimus, Xantho..... 58, **59,** 62
scaberrimus, Xantho (Lophoxanthus)..... **69**
Schizophrys **104**
schmitti, Cyrtoplax..... 204, *205*
Scopimera..... **105, 151, 211**
Scopimera pilula..... **151**
Scopimera proxima..... 164
Scopimerinae.... 44, **105,** 109, **151,** 155, 156, **211**
scruposa, Aethra..... 162
sculptilis, Euxanthus..... *90*
scutata, Aethra..... 164
scutellata, Thia..... 83
Scylla..... 100, **101,** 118, **137, 198, 260**
Scylla serrata..... 266
Scyllare 221
Scyllarides 18
sedilense, Bresidium..... **166**
sedilense, Sesarma **166**
semblatae, Actaea..... *49,* 50
serenei, Banareia..... *94,* **166**
serrata, Scylla..... 266
serratifrons, Raninoides..... **233**
Sesarma.. 21, 43, **106,** 123, **143, 144, 151-152,** 155, 156, 157, 166, 170, **208-209,** 218, 266
Sesarma curacaoense..... **143**
Sesarma dehaani..... **143,** *206*
Sesarma guttatum..... **143**
Sesarma hematocheir..... **143**
Sesarma huzardi..... **106. 143,** 266
Sesarma maculatum..... **143**
Sesarma mederi..... **143**
Sesarma meinerti..... **143**
Sesarma plicatum..... **143**
Sesarma reticulatum..... **143**
Sesarma ricordi..... **143,** 187
Sesarma sedilense..... **166**
Sesarma smithi..... **143**
Sesarma taeniolata..... **143**
Sesarminae.. **106, 143-144, 151-152,** 155, 156, *206,* **208-209,** 218, 220
setifer, Actumnus..... *84,* **87,** *203,* **249, 243**
setifer var., Actumnus..... *243*
sexdecimdentatus, Cycloxanthops... *85,* **91, 259**
sexpes, Hexapus.. *115, 116,* **145,** 159, **167,** *169,* **185**
sicarius, Pseudocorystes..... *82,* 83, *238*
simplex, Lophozozymus..... **65**
sinensis, Eriocheir. **142, 143,** 157, 158, 160, 206, *207*
sinica, Orithyia..... **103, 177**
sitchensis, Cryptolitbodes..... **19**
smithi, Sesarma..... **143**
† speciosa, Daira..... 55
Speocarcinus californiensis..... 204
Spider Crab..... 39
spinicarpus, Prionoplax..... 204, *205,* **206**
spinidentata, Cyrtoplax..... 204, *205, 242,* 243
spinifrons, Eriphia..... **89, 259**
spinimanus, Paromola..... **232**
spinirostris, Sternodromia..... **173**
spinulosum, Peltarion..... *82,* 83, **88, 181**
spinosissimus, Mithrax..... 37, *38,* 39
splendeseens, Labidochirus..... **19**
splendida, Demania..... 33, 57, **58,** *62*
squamosa, Demania..... **59,** *62*
squamosa, Plagusia..... **144**
squinado, Maja..... **104, 196,** *198,* 252, 253
stebbingi, Hexapus..... **167**
stellatus, Platylambrus..... 56
stenodactylus, Uca (Minuca)..... 153
Stenopodidea..... 15
stenops, Lyreidus..... **235**
† stenurus, Palaeocarpilius..... 36, 79
sternitrème.. 69, 75, 80, 118, 120, 122, 123, 125, 126, 128, 130, **131-156, 171-172, 174-186,** 191, **195-215,** 216, 224, 227, **239-244,** 248, 254, **256-262,** 267, 268
Sternodromia..... **124,** 130, **227,** 255
Sternodromia spinirostris..... **173**
stimpsoni, Osachila..... 164
stylifera, Uca..... **250**
subglobosa, Banareia..... *25*
subquadrata, Fabia..... **261**
sulcata, Dotilla..... **151**
superbus, Lophozozymus..... 61, **63,** 64
superbus, Xantho..... 63, 64
Symethis..... 163, **233**

T

taeniolata, Sesarma..... **143**
tangeri, Uca..... **105, 150**
Telmessus.. **88,** 99, **136-137,** 154, **177-178, 180, 198,** *240,* **241**
Telmessus acutidens **178, 180**
Telmessus cheiragonus..... **178, 180,** *240,* **241**
tenuicrustatus, Grapsus.. **105-106, 142, 151,** 206, *207*
tessellata, Lybia..... *76,* 77, **239,** *244,* **245**
tessellatus, Actumnus..... 50, **87**
tetragonum, Uca..... *210,* 211
Tetragrapsus..... **142,** 155, **208**
tetraodon, Pisa **196-197**
Tetraplax **206**
Tetraplax quadridentata..... 204, *205*
Thalamita 36
Thalamita danae..... **249**

Source : MNHN, Paris

Thalassinidae..... 41, 252
Thalassinoidea..... 15
(Thaumastoplax), Hexapus..... **117**
thayeri thayeri, Uca..... **105**, **153**, **154**
thayeri thayeri, Uca (Minuca)..... **153**
Thelphusiens..... 197
Thelxiope..... 126
Thia.. 43, 81, **83**, 84, **135**, 136, 154, 176, **181**, **198**, **216**, *240*, **241**, **257**, **263-264**, 266
Thia polita..... 83, **135**, 136, 240, 241
Thia residua..... *82*, 83, 123, **135**, **145**, 152
Thia scutellata..... 83
Thia sp..... 198, *199*, *240*, **241**
Thiinae..... 81, 86, 154, 198, *199*, *240*, **241**, **263**
Thyrolambrus..... **96**, 98, 99, **138**
Thyrolambrus cariei..... **98**
Thyrolambrus erosus..... **98**
tomentosa, Actaea..... 37
tomentosus, Actaeodes..... 37
tomentosus, Zozymus..... 37
toxica, Demania..... 57, **58**, *62*
Trachycarcinus... 33, **88**, 99, **137**, 154, **181**, **198**
transversalis, Pinnixa..... **149**, **185**
transversus, Pachygrapsus..... **142**, **176**
Trapezia..... **94**, **141**, **202**, **259**
Trapeziinae..... **94**, **96**, **141**, 155, 202, 259
trodecim, Metaplax..... **209**
triangularis, Uca..... **154**
Trichia.. *24*, **26-27**, **28**, 35, 37, 45, **141**, **166**
Trichia dromiaeformis.... *24*, *26*, 35, *140*, 141
Trichia horiii... *24*, *26*, **27**, 35, *140*, 141, *164*, **166**
Trichia imajimai..... *24*, *26*, *140*, 141, *164*, **166**
Trichia sakaii.... *24*, **26**, **94**, *140*, 141, *164*, **166**
Trichidea..... 26
Trichiinae.. *24*, *25*, **26**, **27**, **28**, 35, **94**, **141**, 155, *164*, **166**, 167, **241**, 259
tridacnae, Ostracoteres..... 92
tridens tridens, Helice..... *206*
tridentata, Euplax..... **151**, **211**
tridentatus, Lyreidus..... **129**, **235**
trifurcus, Cymonomus..... **237**
Tritodyuamea..... **107**, **149**, 155, **212**
Tritodynamea horvathi..... **158**
tuberculosa, Nucia..... **146**
tuberosa, Ebalia..... **145**
tuberosa, Osachila..... 164
tumida, Calvactaea..... *25*, **141**, *164*, **166**
tumida, Cryptodromia..... **124**, **191**, **229**
Tylaspis..... **19**, *20*
Tylodiplax..... **142**, **151**, 155, **212**
Tymolidae.. 44, 75, 120, 122, **129-130**, **131**, 171, 172, 173, **174**, *193*, **194-195**, **236-237**, 267
Tymolinae.. 104, 118, **129**, **130**, 172, 190, 195, 241, 252, 260
Tymolus..... **129**, **237**
Tymolus japonicus..... **174**, **194**, **237**, **256**
Typhlocarcinus..... **204**

U

Uca.. 21, 36, **105**, 122, 123, **142**, **150**, **153-154**, 156, 161-162, 170, 187, **209**, 211, **250**
Uca annulipes..... **154**
Uca insignis..... **250**
Uca lactea..... **154**
Uca maracoani maracoani..... **105**, **150**, **154**
Uca princeps..... **250**
Uca stylifera..... **250**
Uca tangeri..... **105**, **150**, **154**
Uca tetragonum..... *210*, 211
Uca thayeri thayeri..... **105**, **153**, **154**
Uca triangularis..... **154**
Uca una..... *212*, 213
Uca vocans vocans..... **153**
Uca (Celuca)..... **154**
Uca (Minuca)..... **150**, **153-154**
Uca (Minuca) aff..... 154
Uca (Minuca) festae..... **153**
Uca (Minuca) leptodactylus..... **154**
Uca (Minuca) mordax..... **153**
Uca (Minuca) stenodactylus..... 153
Uca (Minuca) thayeri thayeri..... **153**
Ucides..... 136, **145**, **152**, 156, **214**, 218
Ucides cordatus cordatus..... *212*, *213*, *214*
una, Uca..... *212*, 213
unidentata, Dromidia..... **124**, **125**, 130
unidentata, Leucosia..... **195**-*196*

V

valida, Latreillia..... **127**, **193**, **232**
Varuna..... **106**, 155, **208**, **260**, 266
Varuna litterata..... **106**, **142**, 206, *207*, 266
Varuninae.. **106**, **142**, **151-152**, 155, 156, *206*, **208**, 209, 218, 220
vermiculata, Actaea..... 68
vermiculatus, Glyptoxanthus..... **66**, *67*, 68
vermiculatus, Xantho..... 61, 66, 67
verrucosa, Maja..... 221
viaderi, Notosceles..... **128**, **194**
vigil, Homola..... *192*, 193
vigil, Podophthalmus..... *200*
villosa, Banareia (cf.)..... *25*
vocans vocans, Uca..... **153**
vulgaris, Dromia..... 156

W

weileri, Gecarcinus..... **152**
weileri, Gecarcinus (Johngarthia)..... **214**
† weinfurteri, Phrynolambrus..... 56

Source : MNHN, Paris

wichmanni, Dotilla..... **105**, **151**
wilsoni, Petalomera..... **230**

X

Xanthes..... 18
Xanthias..... 61
Xantho.. 43, 48, 57, 79, 86, **91**, **141**, **185**, **200**, 216, **263**-**264**
Xanthidae.. 27, 28, 44, 49, 50, 79, 81, 83, 86 **88**-**96**, 99, 126, **141**, 155, 162, 164, 176, 187, *198*, *200*-**206**, 216, 222, 223, 239, **241**, *242*, **243**, 259, 263, 264
Xanthinae.. 49, 79, 80, 81, 86, **91**, 94, **141**, 155, *200*, **202**-**203**, 223, **241**, **243**, 259, 264
Xantho corrosus..... 67
Xantho cultripes..... 58, 61
Xantho dodone..... 64
Xantho floridus..... 176
Xantho incisus..... **63**
Xantho incisus incisus. *85*, *182*, 183, 200, *201*, **259**
Xantho (Lophoxanthus)..... 57
Xantho (Lophoxanthus) scaberrimus..... **59**
Xantho Orbignyi..... 221
Xantho radiatus..... 64, 65
Xantho Reynaudi..... **58**, 59
Xantho reynaudi..... 58
Xantho Reynaudii..... 58
Xantho reynaudi cultripes..... 58
? Xantho rotundatus..... 62
Xantho scaberrimus..... 58, **59**, 62
Xantho superbus..... 63, 64
Xantho vermiculatus..... 61, 66, 67
Xanthoïdes..... 35, 36, 80
† Xanthopsis..... 79
xantusii, Portunus..... 31
Xeinostoma..... **237**
Xeinostoma eucheir..... **237**
Xenophthalmodes..... **167**, **168**, **170**
Xenophthalmodes brachyphallus..... **170**
Xenophthalmodes dolichophallus..... **168**, *169*
Xenophthalmodes moebii.... **167**, *168*, *169*, **170**
moebii, Xenophthalmodes aff..... **168**, 169
Xenophthalmodes morsei..... **170**

Z

Zalasiinae..... 26
Zalasius..... 166
Zalasius dromiaeformis..... *164*
Zosime..... 48
Zosimus..... 41, 48, 57
Zosimus actaeoides..... 48
Zosimus aeneus..... 37, *38*, 39, 48, 57
Zozymus tomentosus..... 37

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 012 6 72

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P. 260 C 2
112

LISTE DES ABRÉVIATIONS CONCERNANT LES DESSINS ET LES PHOTOGRAPHIES

a, aile de la selle turcique ; ab, abdomen ; a.m., appendix masculina ; an, anus ; ap, apophyse ; ap 3/4, apophyse 3/4 ; av.a., avancée antérieure du sternite 8 ; av.p., avancée postérieure du sternite 8 ; av.8., avancée du sternite 8 touchant le condyle articulaire de la coxa de p5 ; a1 — a7, segment abdominaux 1 à 7.

b, basis ; b.a., branche arthrodiale ; b.ab., bord de l'abdomen ; b.a.m., bras antérieur à mxp1 ; b.cp., bord postérieur de la carapace ; b.e.s., bord de la cavité sterno-abdominale ; b.f.c., barre correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale ; b.i., basis-ischion ; bo, bourrelet : vestige chez la femelle du crochet sternal du dispositif bouton-pression ; b.p., crochet sternal du dispositif bouton-pression (sternite 5) ; b.p. ?, crochet sternal hypothétique ; b'.p'., crochet sternal du dispositif bouton-pression (sternite 6) ; b. p.v., crochet sternal vestigial ; b.s., brosse de soies.

c, condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; ca, carène ; c.a., cavité arthrodiale ; c.a.cx1, c.a.cx2, cavité arthrodiale de la coxa de p1 et de la coxa de p2 ; c.a. mxp1 — c.a.mxp3, cavité arthrodiale de mxp1 à mxp3 ; c.a.p1-c.a.p3, cavité arthrodiale de la coxa de p1 à p3 ; c.cx1 — c.cx5, condyle articulaire sternal de la coxa de p1 à p5 ; c.i., cavité incubatrice ; cp, carapace ; cr, crête à l'extrémité postérieure de la cavité sterno-abdominale. Sur la figure 30, crête transversale sur le sternite 7 ; cr.r., crête sternale pour la rétention de l'abdomen ; cr.st.4, crête interne correspondant au sillon externe longitudinal médian du sternite 4 (*s.l.*) ; cr. st. 6, crête sur le sternite 6 ; cr. 5/6 — cr. 6/7, crête prolongeant les endophragmes 5/6, 6/7 ; cr. 6/7 — cr. 7/8, crêtes internes correspondant aux sillons externes 6/7 et 7/8 (*si 6/7, si 7/8*) de la cavité sterno-abdominale ; c.s., cavité sterno-abdominale ; cx, coxa ; (cx1), emplacement de la coxa de p1 ; cx1 — cx5, coxa de p1 à p5.

d.st., dépression sterno-abdominale (ou sternale).

e.a., à la limite du cinquième et du sixième segment abdominal, encoche se coaptant avec l'éperon sternal (*epr*) ; e.c., encoche de coaptation du sternum avec l'abdomen ; e.m., empreintes d'insertions musculaires ; en, encoche sur le rebord du sixième segment abdominal ; end, endopodite ; endopl., epl, endpleurites ; epa, épaulement du sternite 8 qui maintient l'abdomen au niveau du deuxième segment ; epr, éperon pénien ; epr (plastron), éperon du sternite 5 se coaptant avec l'encoche du bord abdominal ; epr (système endophragmal), éperon saillant à partir de l'endosternite 4/5 ; epe 4 — eps 8, épisternites 4 à 8 ; eps 8 ?, épisternite 8 ? ; e.st., écusson sternal ; e.t., encoche du bord antérieur du plastron sternal ; ex, exopodite ; ex. pl., exopodite du pléopode ; 5 (eps ?), épisternite 5 ?.

f, fossette à la base du sixième segment abdominal ; f.a., fossette abdominale ; f.c.s., fond de la cavité sterno-abdominale ou barre correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale ; f.g., fosettes gastriques ; f.p., frange sétifère ; f.tr., fossette creusée sur la tranche de l'abdomen.

g.p., gaine pénienne.

i.m., empreintes d'insertions musculaires ; i. mxp3, ischion du maxillipède externe.

l.ab., lobes du premier segment abdominal ; l.j., lame de jonction ; l.m., ligne médiane.

m, mérus ; m.a., membrane articulaire ; m.e., muraille épisternale ; md, mandibule ; m.t., membranes tympaniques ; mu, muscles ; mxp3, maxillipède externe.

o.i., orifice inspirateur ; o.f., orifice génital femelle ; o.m., orifice génital mâle ; o.sp., orifice de la spermathèque ; o.v., opercule vulvaire.

p, pénis ; p1, chélipède ; p.a., protubérance correspondant à la fossette abdominale ; p.a.pl., pointe antérieure du plastron ; p.a.pt., pointe antérieure dirigée vers l'arrière du plastron sternal ; pb5, pb6, protubérances de rétention de l'abdomen sur les sternites 5 et 6 ; p.c., protubérances du bord de la cavité sterno-abdominale correspondant à des concavités de l'abdomen ; pg, ptérygostome ; ph.m.s., phragmes médians symétriques ; ph.st.4, endophragme correspondant au sillon longitudinal médian du sternite 4 ; pl, pléopode ; pl1, premier pléopode sexuel mâle ; pl2, deuxième pléopode sexuel mâle ; p.m., plaque médiane ; p.m. (?), plaque médiane supposée ; p.m.a., plaque médiane antérieure ; p.m.p., plaque médiane postérieure ; pn, pointe ; po, poches en doigt de gant terminant les endophragmes du côté interne ; p.pl., soies des pléopodes ; p.e.p., partie sclérifiée du pénis ; p.st., pointes sternales servant de dispositif de rétention de l'abdomen ; p1 — p5, périopodes 1 à 5 ; p5, emplacement du 5e périopode.

r, rainure du plastron sternal où se loge la partie distale du pl1 ; r 4/5, 5/6 et 6/7, repli des endophragmes 4/5, 5/6 et 6/7 ; r.m. 4/5, repli médian 4/5 ; r.m. 4/5 + 5/6,

Source : MNHN, Paris

replis médians fusionnés des endophragmes 4/5 et 5/6 ; r.s., rebord saillant longeant la cavité sterno-abdominale ; r.v., replis vulvaires.

s, soie terminale du p12. Sur la figure 30, ligne de suture. Sur la figure 54, soies à la limite du premier segment abdominal et de la carapace ; s6, s7, s8, sternites 6, 7 et 8 ; s. 8, sillon sur le sternite 8 ou portion de sternite 8 laissée à découvert quand l'abdomen est rabattu ; s 6/7, sillon 6/7 ; sa, saillie sternale de rétention de l'abdomen ; sa (p1), saillie de rétention de l'abdomen sur la coxa de p1 ; sa (p2), saillie de rétention de l'abdomen sur la coxa de p2 ; sa (st), saillie sternale de rétention de l'abdomen ; s.c. 8, sillon incomplet sur le sternite 8 ; si 6/7 — si 7/8, sillon prolongeant dans la cavité sterno-abdominale les sutures 6/7 et 7/8 ; s.i. 8, sillon incomplet sur le sternite 8 ; s.l., sillon longitudinal médian sur le sternite 4 ; s.r., saillie de rétention de l'abdomen ; s.s.p., soudure sterno-ptérygotomienne ; st., sternite thoracique ; st. 4 — st. 8, sternites thoraciques 4 à 8 ; s.t., selle turcique ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st.ab.2, deuxième sternite abdominal ; st.4, st. 8, sternites thoraciques 4 et 8.

t, telson ; t.c., tubercule coxal ; t.d., tube digestif ; t.m., tubercule médian sternal ; t.p., tubercule pénien ; t.r., tranchées latérales continuant la cavité sterno-abdominale et abritant les péopodes mâles.

ur, uropode.

v, vulve ; vg, vagin.

z.m., zone membraneuse ; z.r., zone recouverte par les mxp3 ; z.s., frange sétifère.

1-8, sternites thoraciques 1 à 8 ; 8, portion du sternite 8 laissée à découvert ; 2 + 3, sternites thoraciques 2 + 3 ; 4/5 — 7/8, endosternites 4/5 à 7/8 ; 1/2 — 7/8, sutures sternales thoraciques 1/2 à 7/8 ; 2/3 — 7/8 (plastron sternal), sutures thoraciques 2/3 à 7/8 ; 3/4 — 7/8 (plastron sternal), sutures thoraciques 3/4 à 7/8 ; 3/4 — 6/7 (système endophragmal), endosternites thoraciques 3/4 à 6/7 ; 3/4 — 7/8 (système endophragmal), endosternites thoraciques 3/4 à 7/8.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

11 FEV. 1980

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléoutologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Bulletin d'Écologie. Lahoratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnohotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Lahoratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue Algologique. Lahoratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris